

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Zoologie
Studijní obor: Zoologie obratlovců



Bc. Magdalena Bělová

Role sociálního učení při vytváření averze vůči aposematické kořisti u ptačích predátorů

Effect of social learning on avoidance of aposematic prey in avian predators

Diplomová práce

Vedoucí práce: doc. Mgr. Alice Exnerová, Ph.D.

Praha, 2018

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze

.....

Poděkování:

Na tomto místě bych ráda poděkovala své školitelce, Alici Exnerové, za trpělivost, čas a cenné rady, které mi dávala nejen při sepisování této práce, ale také při přípravě a v průběhu pokusů. Děkuji i své rodině a přátelům za podporu během celého mého studia.

Abstrakt

Vliv sociálního učení v různých kontextech je studován u mnoha živočišných druhů. V naší práci jsme se zabývali vlivem sociálního učení na vznik averze vůči aposematické kořisti. Modelovým ptačím predátorem byly adultní a juvenilní sýkory koňadry (*Parus major*), u nichž je již poměrně dobře prostudováno averzivní učení ve vztahu k aposematické kořisti. Jako umělá kořist byly použity červené a zelené papírové siluety ploštic s vespod nalepenou larvou potěmníka moučného (*Tenebrio molitor*) namočenou buď ve vodě, nebo v roztoku chininu. Jako jedinci předávající sociální informaci byli použiti konspecifičtí demonstrátoři dvojího typu – naivní ptáci předvádějící averzivní reakci při kontaktu s nejedlou kořistí a poučené ptáci, kteří jedlou kořist úplně odmítali. Testován byl vliv obou typů demonstrátorů na průběh diskriminačního učení. Zjišťovali jsme, zda se vliv sociálního učení liší u dospělců a u ptáčat. U dospělých ptáků mělo vliv sledování poučeného demonstrátora, a to na počáteční fázi diskriminačního učení. Testovaní ptáci, kteří sledovali tohoto demonstrátora, neodmítali nejedlou kořist úplně, ale počet kol, ve kterých správně diskriminovali mezi jedlou a nejedlou kořistí byl na počátku diskriminačního učení průkazně vyšší než u skupiny s naivním demonstrátorem a skupiny bez demonstrátora. Ptáci ze skupiny s poučeným demonstrátorem měli průkazně delší latence k manipulaci s nejedlou kořistí. Dosáhli také dřív diskriminačního kritéria. Vliv naivního demonstrátora nebyl u dospělých ptáků jednoznačný, chování této skupiny se často průkazně nelišilo ani od jedné z ostatních skupin. U ptáčat nejsou výsledky díky menšímu počtu testovaných ptáků jednoznačné, ale pouze skupiny s demonstrátorem se v průběhu učení průkazně zlepšily v diskriminaci mezi jedlou a nejedlou kořistí. Skupina s poučeným demonstrátorem byla lepší i v paměťovém testu.

Klíčová slova: sociální učení, individuální učení, diskriminační učení, aposematismus, sýkora koňadra, *Parus major*

Abstract

Social learning is a topic of many studies. We tested the effect of social learning on the acquisition of avoidance against aposematic prey. We have chosen wild-caught adult and naive hand-reared juvenile great tits (*Parus major*) as a model predator species, because their individual avoidance learning of aposematic prey is well-studied. We used red and green paper dummies of bugs with a mealworm (*Tenebrio molitor*) stuck underneath as an artificial prey. Mealworms were soaked in water or in bitter-tasting solution of quinine. We used two types of conspecific demonstrators – naive birds that showed aversive reactions while tasting an unpalatable prey and experienced birds that were trained not to handle the unpalatable prey at all. We compared effects of both demonstrators on discrimination learning and we tested whether these effects differ in adult and juvenile birds. Observing an experienced demonstrator had an effect on the performance of observers at the beginning of learning process. The observers did not reject the unpalatable prey completely, but the number of trials in which they correctly chose the palatable prey was higher in comparison with birds that observed naive demonstrators and birds from the control group with no demonstrator. Latencies to handle the unpalatable prey in the first trial were longer in birds from the group with experienced demonstrator than the latencies of other birds. They also reached discrimination criterion sooner than other birds. The effect of observing naive demonstrators is not clear. These birds often differed neither from the group with experienced demonstrator nor from the control group. The effect of social learning in juvenile birds is ambiguous due to small number of tested birds. However, observing demonstrators resulted in better progress in discrimination learning and birds that observed an experienced demonstrator performed better in the memory test.

Key words: social learning, individual learning, discrimination learning, aposematism, great tit, *Parus major*

Obsah

Poděkování:	2
Abstrakt	3
Abstract	4
Obsah.....	5
1. Úvod	7
2. Cíle	8
3. Literární přehled	9
3.1. Sociální učení	9
3.1.1. Sociální učení u ptáků	9
3.1.2. Role sociálního učení při vzniku averzí	10
3.1.3. Faktory ovlivňující sociální učení	11
3.2. Diskriminační učení	12
3.2.1. Diskriminace u ptáků	12
3.3. Sýkora koňadra (<i>Parus major</i> L. 1758)	13
4. Metodika.....	14
4.1. Testování ptáci.....	14
4.1.1. Dospělí jedinci	15
4.1.2. Ptáčata.....	16
4.2. Experimentální zařízení	16
4.3. Pokusná kořist.....	17
4.4. Demonstrátoři	17
4.4.1. Poučení demonstrátoři	18
4.4.2. Naivní demonstrátoři	18
4.5. Design experimentu	18
4.5.1. První experimentální den	19
4.5.2. Druhý experimentální den.....	19
4.5.3. Třetí experimentální den – paměťový test	21
4.6. Statistické zpracování dat	23
4.6.1. Preferenční test.....	23
4.6.2. Chování demonstrátora	23
4.6.3. Diskriminační učení	24
4.6.4. Paměťový test	25
5. Výsledky.....	26

5.1. Preferenční test	26
5.2. Chování demonstrátora.....	27
5.3. Diskriminační učení.....	31
5.3.1. Latence k manipulaci s S- v prvním kole.....	31
5.3.2. Průběh učení.....	32
5.3.3. Úspěšnost v prvních 20 kolech, druhých 20 kolech a celkový počet úspěšných kol	34
5.3.4. Vliv intenzity jednotlivých averzivních reakcí naivního demonstrátora na učení pozorovatele	39
5.3.5. Vliv různých faktorů na dosažení diskriminačního kritéria 5	40
5.3.6. Konzumování negativní kořisti	40
5.3.7. Vliv věkové kategorie na úspěšnost diskriminačního učení	40
5.4. Paměťový test	42
5.4.1. Vliv různých faktorů na počet úspěšně vyřešených kol paměťového testu	42
5.4.2. Srovnání úspěšnosti v posledních 10 kolech učení s úspěšností paměťového testu.....	45
5.4.3. Srovnání úspěšností v paměťovém testu dospělých ptáků s ptáčky	47
6. Diskuze.....	48
6.1. Vliv sociálního učení na jednotlivé aspekty diskriminačního učení	48
6.2. Vliv sociálního učení na úspěšnost v paměťovém testu.....	50
6.3. Vliv různých typů demonstrátorů	50
6.3.1. Vliv naivního demonstrátora.....	51
6.3.2. Vliv poučeného demonstrátora	52
6.4. Rozdíl mezi ptáčky a dospělými ptáky	53
6.5. Vliv jiných faktorů na diskriminační učení a paměťový test	54
6.5.1. Preference.....	54
6.5.2. Barva pozitivní a negativní kořisti	55
6.5.3. Věk a pohlaví u dospělých ptáků	55
6.6. Další faktory ovlivňující sociální učení.....	55
7. Závěr.....	57
8. Seznam použité literatury	58

1. Úvod

Jedním ze způsobů, jak se může kořist chránit před predátorem, je být jedovatá či nejedlá a dávat to najevo. Signálem nejedlosti může být výstražné zbarvení, ale také zvuk či pach. Výstražné vlastnosti signalizující nejedlost kořisti se nazývají aposematismus (Ruxton et al. 2004). Takovou kořist se ale predátoři musejí nejdříve naučit odmítat (Exnerová 2007). Individuální učení vyhýbat se aposematické kořisti bylo již poměrně důkladně prostudováno. Překvapivě málo prací se ale zabývá vlivem sociálního učení na naučení se potravních averzí. Přitom právě v tomto kontextu by sociální učení mohlo přinést spoustu výhod. Převzetím averze od jiného jedince se zvíře vyhne nepříjemným důsledkům pramenícím z individuálního učení. Chyba v averzivním učení může znamenat nevolnost v případě nejedlé kořisti, ale až smrt v případě kořisti jedovaté. Na averzivní učení může mít vliv různá sociální informace, kterou zvíře získá od jiného jedince. Daný jedinec může být nezkušený, potom předvádí averzivní reakce při pokusu konzumovat nejedlou potravu (Johnston et al. 1998, Hämäläinen et al. 2017) nebo nevolnost po konzumaci této potravy (Mason a Reidinger 1982, Mason et al. 1984). Nebo už může mít s určitou aposematickou kořistí zkušenost, a pak s ní může úplně odmítat manipulovat (Sherwin 2002, Landová 2017). Jedním z cílů této práce je porovnat vliv těchto dvou typů demonstrátorů.

Sýkora koňadra (*Parus major*) je vhodným modelovým druhem pro toto studium jednak proto, že po značnou část roku loví hmyz a musí tak umět rozpoznávat aposematické druhy, a také proto, že její schopnosti individuálního diskriminačního učení jsou poměrně dobře prozkoumané (Aronsson a Gamberale-Stille 2012, Exnerová et al. 2010). Dalším důvodem je to, že jsou prozkoumané její schopnosti sociálního učení v jiných kontextech (Sasvári 1979, Aplin et al. 2012). Sýkory na podzim a v zimě tvoří hejna (Cramp a Perrins 1993), je tedy pochopitelné, že dokáže odpozorovat chování jiných jedinců. Mláďata sýkor jsou, stejně jako ostatní pěvci, po opuštění hnízda ještě několik týdnů dokrmována svými rodiči. V té době se můžou učit jednak od svých zkušených rodičů, ale také od svých nezkušených sourozenců. Dalším z cílů této práce je porovnat vliv sociálního učení u adultních a juvenilních sýkor koňader.

2. Cíle

- 1) Zjistit, jaký vliv má sociální učení při vytváření averze vůči aposematické kořisti u sýkory koňadry (*Parus major*). Porovnat, jak se tento vliv projevuje v různých fázích averzivního učení, a zjistit, jestli má sociální informace vliv i na zapamatování si averze do druhého dne.
- 2) Porovnat vliv naivního demonstrátora, který předvádí averzivní reakce při manipulaci s nejedlou kořistí, a poučeného demonstrátora, který s nejedlou kořistí vůbec manipuluje.
- 3) Porovnat vliv sociálního učení u juvenilních a dospělých jedinců.

3. Literární přehled

3.1. Sociální učení

Jedním z nejslavnějších pozorování sociálního učení je případ z Velké Británie, kdy se sýkory koňadry (*Parus major*) a modřinky (*Cyanistes caeruleus*) naučily otevírat lahve s mlékem (Fisher a Hinde 1949). Zdaleka to ale není jediný případ sociálního učení u zvířat. Vyskytuje se u mnoha taxonů bezobratlých (Worden a Papaj 2005, Battesti 2012) i obratlovců (van de Waal et al. 2013, Hämäläinen et al. 2017), a to v různých kontextech, jako je například výběr sexuálních partnerů (White 2000), rozpoznání predátorů (Curio et al. 1978) nebo vyhledávání a zpracovávání potravy (Aplin et al. 2012, Bouchard et al. 2007).

Jako sociální učení se nejčastěji označuje učení, které je ovlivněno pozorováním chování dalšího jedince (Galef a Laland 2005). Výhodou kopírování chování jiných jedinců je to, že zvíře samo nemusí procházet procesem individuálního učení, případně se toto učení zkrátí, a snižuje tím možná rizika spojená s chybami (Pearce 2008). Má velkou roli u mláďat, uplatňuje se ale i u dospělých. Jedinec, který se při sociálním učení učí, je nazýván pozorovatel. Jedinec, který je pozorován, je nazýván demonstrátor nebo tutor (Shettleworth 2010). Tím je často rodič, může jím ale být i tzv. helper nebo i stejně starý jedinec (van de Waal et al. 2013, Thornton a McAuliffe 2006, Thorogood 2018).

Shettleworth (2010) ve své knize popisuje několik typů sociálního učení, které se liší rolí demonstrátora a typem předané sociální informace. Tzv. **zesílení podnětu nebo místa** (stimulus/ local enhancement) zvyšuje pozornost vůči určitému podnětu nebo místu a usnadňuje tak samotné učení, které potom často může probíhat individuálně. Při **observačním podmiňování** je utvářena asociace mezi chováním demonstrátora a původně neutrálním podnětem. Při **imitaci** pozorovatel přesně napodobuje chování demonstrátora a při **emulaci** napodobuje chování demonstrátora jen částečně či přibližně.

Sociální učení nemusí být pouze pasivním pozorováním. Matky hrabavých ptáků a primátů aktivně dávají svým mláďatům vědět o potravě pomocí tzv. food calls a ovlivňují tak jejich potravní preference (Allen a Clarke 2005, Roush a Snowdon 2001). Sociální učení může probíhat i pomocí vyučování (Hoppitt et al., 2008). To je známo například u surikat (*Suricata suricatta*), které učí svá mláďata lovit kořist (Thornton a McAuliffe, 2006).

3.1.1. Sociální učení u ptáků

U ptáků hraje sociální učení významnou roli především při získávání potravy (Lefebvre a Bouchard 2003, Emery 2006). Většina experimentů zkoumajících sociální učení

u ptáků v potravním kontextu se zabývá jeho vlivem na vyhledávání potravy (Aplin et al. 2012, Marchetti a Drent 2000), způsob jejího získávání (Bouchard et al. 2007, Aplin et al. 2013), naučení se používání nástrojů (Auersperg et al. 2014, Hunt a Gray 2004) nebo využití prostorové informace (Brodin a Urhan 2014). Sociální učení může mít vliv i na překonání averze vůči určitému typu potravy. Kurové domácí (*Gallus g. domesticus*) dokáží překonat vrozenou averzi k červené potravě, pokud sledují jiného jedince tuto potravu konzumovat (Sherwin et al. 2002).

3.1.2. Role sociálního učení při vzniku averzí

Vliv sociálního učení na vznik potravních averzí byl studován u savců. Mláďata kočkodanů červenozelených (*Chlorocebus pygerythrus*), odmítala typ potravy, kterou se před jejich narozením naučila odmítat jejich tlupa. Tuto potravu začali odmítat i samci, kteří do skupiny přišli z jiné tlupy, ve které tuto potravu normálně jedli (van de Waal et al. 2013). To je příklad sociálního přenosu averze. Ne u všech zvířat má ale sociální učení na vznik averze vliv. Není tomu tak např. u potkanů (*Ratus norvegicus*). Potkani, kteří interagovali s konspicivním demonstrátorem, jenž vykazoval nevolnost po pozření určité potravy, tuto averzi nepřejali (Galef et al. 1983).

Většina experimentálních prací zabývajících se chováním ptačích predátorů vůči aposematické kořisti se věnuje buď vrozeným reakcím (Marples et al. 2007), nebo individuálnímu učení a generalizaci mezi různými typy kořisti (Ruxton et al. 2004, Mappes et al. 2005). Role sociálního učení při přenosu averze vůči potravě určité barvy byla experimentálně prokázána u vlhoveců (*Agelaius phoeniceus* a *Quiscalus quiscula*), vrabců domácích (*Passer domesticus*), sýkor modřinek a kurů domácích (Mason a Reidinger 1982, Mason et al. 1984, Fryday a Greig-Smith 1994, Hämäläinen et al. 2017, Johnston et al. 1998, Sherwin et al. 2002). Se sýkorami koňadrami byly v tomto kontextu provedeny dvě experimentální práce. Ty se lišily věkem testovaných ptáků a typem sociální informace, jež byla předávána. Landová et al. (2017) testovali ptáčata a demonstrátorem zde byla dospělá poučená samice, která odmítala výstražně zbarvenou plošnici (*Pyrrhocoris apterus*). Pokud mláďata před vlastním kontaktem s kořistí měla možnost sledovat demonstrátora, naučila se tuto kořist odmítat rychleji, než ptáci, kteří tuto možnost neměli. Druhou práci provedli Thorogood et al. (2018). Ti testovali dospělé ptáky a za demonstrátora měli dospělé naivní samce, kteří předváděli averzivní reakci při konzumaci uměle vytvořené kořisti, která měla nápadný vzor. Z této studie vyplynulo, že pokud sýkory vidí video, na kterém demonstrátor

předvádí averzivní reakci při konzumaci nové nápadné potravy, potom této potravy zkonsumují méně než sýkory, které na videu sledovaly pouze kořist, ale ne demonstrátora.

3.1.3. Faktory ovlivňující sociální učení

Sociální učení může být ovlivněno různými faktory. Hämäläinen et al. (2017) pouštěli sýkorám modřinkám video, na kterém se demonstrátor krmil barevné nádoby, ve které byla nechutná potrava. Ukazoval při tom averzivní reakci. Po videu následovalo testování pozorovatelů, kteří měli možnost krmít se ze dvou krmítek. Jedním z nich byla stejně barevná nádoba jako ve videu. Pouze některé z testovaných ptáků video ovlivnilo natolik, aby si při testování vybrali správnou nádobku s potravou, tedy ne tu, ze které se krmil demonstrátor. Pokud tak ale učinili, trvalo jim kratší čas, než se rozhodli. Z této práce vyplývá, že role sociálního učení nemusí být u všech jedinců v rámci druhu stejná. Může být ovlivněna například pohlavím. Bouchard et al. (2007) sice u holubů (*Columba livia*) vliv pohlaví na naučení se nového úkolu skrze sociální učení neprokázali, ale Brodin a Urhan (2015) u sýkor koňader zjistili, že samice jsou při získávání informace o umístění potravy pozorováním jiného jedince efektivnější než samci. Mezipohlavní rozdíly ve využívání sociální informace mohou být různé u různých ptačích druhů. Dalším faktorem, který může ovlivnit schopnost sociálního učení, je věk jedince. Na jednoleté samice sýkory modřinky mělo sociální učení signifikantně větší vliv než na starší samice (Aplin et al. 2013). Různý věk testovaných jedinců je pravděpodobně i důvodem, proč jednodenní kuřata kura domácího jsou schopna se naučit averzi od demonstrátora (Johnston et al. 1998), ale kuřata stará 9 týdnů se averzi už nenaučí (Sherwin et al. 2002). Vliv věku na schopnost sociálního učení se může navíc lišit i u blízce příbuzných druhů. Zatímco u sýkor koňader se dospělí jedinci učili hledat ukrytou potravu pozorováním jiného jedince stejně dobře jako mláďata, u sýkor modřinek a sýkor babek (*Poecile palustris*) se tato schopnost s věkem snižovala (Sasvári 1985). V neposlední řadě může sociální učení ovlivnit i dominance. Submisivní samci sýkory modřinky používají sociální učení více než samci dominantní (Aplin et al. 2013).

Efektivita sociálního učení při vzniku averze na nevhodnou potravu může záviset i na typu behaviorální reakce demonstrátora v souvislosti s danou potravou. Demonstrátor může být o nechutnosti potravy poučený a nechat ji nedotčenou (Sherwin et al. 2002, Landová et al. 2017). Nebo může být demonstrátor naivní, potom s potravou manipuluje a projevuje averzivní reakci (Johnston et al. 1998, Hämäläinen et al. 2017), kterou je u ptáků typicky třepání hlavou a otírání zobáku o podklad (Skelhorn 2011), případně může po konzumaci potravy projevovat symptomy nevolnosti (Mason a Reidinger 1982). Zda dokáže pozorovatel

sociální informaci správně interpretovat a využít, může záležet právě na tom, zda si dokáže asociovat konkrétní typ chování demonstrátora s danou kořistí.

3.2. Diskriminační učení

Schopnost diskriminace je jednou ze základních kognitivních schopností, kterou ovládají skoro všichni živočichové (Shettleworth 2002). Uplatňuje se při výběru potravy, partnera, při rozpoznávání rodičů, členů skupiny nebo predátorů. Při diskriminačním učení se zvíře učí rozpoznávat mezi dvěma či více podněty, které se liší nějakou svou vlastností (Pearce 2008). Vlastnosti, kterými se podněty liší, mohou být různé povahy, podmínkou je, aby je zvíře dokázalo vnímat. Zvířata tak mohou diskriminovat na základě vizuálních, akustických a olfaktorických vlastností, ale také pomocí ultrazvuku nebo magnetického pole (Phillmore 2008).

Diskriminace může probíhat i na základě více vlastností podnětů. Rowe (2002) při experimentech s kuřaty zjistila, že zvukové podněty zlepšují vizuální diskriminační učení. Sidall a Marples (2008) testovali u kuřat interakci vizuálních a chemických podnětů a zjistili, že pach pyrazinu urychlil averzivní učení žluté potravy.

3.2.1. Diskriminace u ptáků

Ptáci diskriminují převážně vizuálně. Velký význam má pro ně barva (Aronsson a Gamberale-Stille 2008), dokážou ale rozlišovat i podle tvaru, vzoru, velikosti nebo pozice podnětů (Range et al. 2008, Terhune 1977). Důležité pro diskriminaci je i pozadí, na kterém se kořist nachází. Diskriminaci pomáhá, pokud je kontrast mezi pozadím a kořistí velký (Aronsson a Gamberale-Stille 2009). Experimenty zkoumající diskriminační učení se nejčastěji provádějí na kuru domácím, holubech domácích nebo na krkavcovitých (Corvidae) (Rowe 2002, Williams 1972, Range et al. 2008). Velmi dobrým modelovým druhem je ale i sýkora koňadra. Jako hmyzožravec musí umět diskriminovat mezi kořistí jedlou a nejedlou, která je často aposematically zbarvená (Lindström et al. 1999, Exnerová et al. 2006). Aposematická kořist svou nejedlost, často až jedovatost, dává najevo nápadným zbarvením, někdy i akusticky či chemicky (Ruxton et al. 2004). Sýkora koňadra je dobrým modelovým druhem pro studium diskriminačního averzivního učení i proto, že nemá vrozenou averzi k aposematické kořisti (Exnerová 2006), musí se ji naučit a lze na ní tak dobře zkoumat, jaké faktory mají na averzivní učení vliv.

3.3. Sýkora koňadra (*Parus major* L. 1758)

Sýkora koňadra je se svými 13,5 – 15 cm jedním z největších druhů čeledi Paridae (Passeriformes). Má lesklou černou hlavu s velkými bílými lícními skvrnami. Ventrální strana těla má světle šedou až žlutou barvu, prostředkem se táhle černý pruh. Záda mají zelenou barvu. Křídla jsou namodrale šedá s rovnou světlou skvrnou v horní části. Pohlavní dimorfismus není u koňader výrazný, samce od samice lze ale rozpoznat podle podélného pruhu na ventrální straně těla. Ten mají samci výraznější, nepřerušovaný a zasahuje až k ocasu. Mezi nohama se rozšiřuje v nápadnou černou skvrnu. Samice mají pruh méně výrazný, občas přerušovaný a na břicho se vytrácí. Juvenilní koňadry jsou podobné dospělci, jsou ale světleji zbarveni. Podélný pruh na hrudi je nevýrazný a jejich lícní skvrny nejsou bílé, ale nažloutlé a na spodní straně nemají černý okraj (Cramp a Perrins, 1993, Svensson 2016).

Sýkory koňadry žijí ve skoro celé palearktické oblasti. V Evropě jsou velmi hojným druhem, vyskytují se ve všech typech lesů, ale i v parcích, ovocných sadech a zahradách (Cramp & Perrins, 1993; Del Hoyo *et al.*, 2007).

Potravu koňader tvoří na jaře a v létě bezobratlí, hlavně Lepidoptera, Coleoptera a Araneae. Velikost ulovené kořisti bývá menší než 1 cm. Kořist většinou sbírají z větví, méně často ze země. V letu loví jen výjimečně. Na podzim a v zimě pak požívají také semena a plody. Sýkory koňadry si na rozdíl od řady jiných druhů sýkor netvoří zásoby (Cramp a Perrins, 1993).

Sýkory se rozmnožují už v prvním roce života. Na jaře tvoří monogamní páry, které spolu zůstávají po celé hnízdní období a starají se společně o potomky. V době hnízdění jsou teritoriální. Hnízdo si staví v dutinách, štěrbinách nebo využívají hnízdní budky, vystylají ho mechem, suchou trávou či zvířecí srstí. Samice klade 5 – 12 vajec, které inkubuje 12 – 15 dní, než se ptáčata vylíhnou. Oba rodiče krmí své potomky 16 – 22 dní než opustí hnízdo, a pak je ještě jeden až dva týdny dokrmují (Del Hoyo *et al.* 2007). Potravu ptáčat tvoří ze 75 % housenky (Lepidoptera), zbytek pak tvoří jiný hmyz a pavouci (Wilkin 2009). Na konci hnízdní sezóny se páry rozpadají, příští rok se ale můžou obnovit.

Na podzim a v zimě se sýkory seskupují do hejn, často i s jinými druhy ptáků. Tato hejna pak nazýváme smíšená (Cramp & Perrins, 1993). Hejna se můžou dočasně rozdělovat na noc, ráno jsou ale utvořena znovu (Saitou 1978). Výhodou smíšených hejn je zvýšená

efektivita vyhledávání potravy. Berner a Grubb (1985) zjistili, že pokud je v dané lokalitě méně potravy, ptáci mají větší tendenci tvořit smíšená hejna, než když je potravy více.

U sýkor existují dva typy personality, a to *slow explorers* a *fast explorers*. *Slow explorers* jsou méně agresivní a odvážné, neriskují, jsou inovativní a pomalu, ale pečlivě prozkoumávají nové prostředí. Rychleji se naučí odmítat aposematickou kořist. *Fast explorers* jsou naopak odvážné a agresivní, více riskují, nejsou tak inovativní a nové prostředí prozkoumávají rychle, ale povrchně. Často také mají tendenci kopírovat chování ostatních (Verbeek et al. 1994, Marchetti a Drent 2000, Carere et al. 2005, Exnerová 2010).

Sýkory koňadry jsou známy svými dobrými kognitivními schopnostmi. Je u nich časté sociální učení v různých typech úloh. Má vliv na vyhledávání potravy (Sasvári 1979, Aplin et al. 2012), způsob jejího získávání (Fisher a Hinde 1949, Lefebvre 1995, Aplin et al. 2013) a na prostorovou orientaci (Brodin a Urhan 2014). Jsou často testovanými predátory v experimentech zaměřených na efektivitu aposematických signálů (Lindström et al. 1999, Exnerová et al. 2007, Adamová-Ježová et al. 2016) a jsou u nich dobře prozkoumané otázky týkající se individuálního averzivního učení (Exnerová et al. 2010, Aronsson a Gamberale-Stille 2012). To vše je dělá dobrým modelovým druhem pro tuto diplomovou práci.

4. Metodika

4.1. Testování ptáci

Testovanými ptáky byly dospělí jedinci a mláďata sýkory koňadry (*Parus major*). Dospělí jedinci byli náhodně rozděleni do jednotlivých experimentálních skupin tak, aby v každé byl podobný počet samců a samic a jednoletých a víceletých ptáků. Celkem bylo testováno 46 dospělých a 34 mláďat, viz tabulka 1.

Tabulka 1 Počty testovaných ptáků

Experimentální skupina	Věková kategorie a pohlaví	Jednoletí samci	Víceletí samci	Jednoleté samice	Víceleté samice	Celkový počet dospělých	Ptáčata
Kontrolní skupina		4	4	4	4	16	11
Skupina s poučeným demonstrátorem		4	4	4	4	16	12
Skupina s naivním demonstrátorem		4	4	4	2	14	11
Celkový počet		12	12	12	10	46	34

4.1.1. Dospělí jedinci

Odchyt dospělých ptáků probíhal od září do března (mimo hnízdní období) u krmítek v botanické zahradě PřF UK v letech 2016 - 2018 . Ptáci byli chytáni do nárazových sítí pro pěvce, potom byl podle opeření určen jejich věk a pohlaví (Svensson 1992). Následně byli individuálně ubytováni do domovských klecí, kde se min. jeden den aklimatizovali.

Plastová domovská klec měla rozměry 50 x 40 x 40 cm a byla vybavena 3 bidýlky. Přední stěnu tvořila mříž, na ní byla zavěšena dvě pítka. Dno klece bylo vysouvateľné, pokryté filtračním papírem a nacházely se na něm tři misky s potravou, tu tvořily larvy potměnka moučného (*Tenebrio molitor*), slunečnicová semena a krmná směs smíchaná z vaječné směsi (Versele-Laga a Witte molen) a směsí pro hmyzožravé ptáky Uni Patee (Orlux) a Insect Patee (Orlux). Každý den byl filtrační papír vyměněn, misky a napáječky vymyty, voda vyměněna a potrava doplněna. Klece byly umístěny v laboratoři za přirozených světelných podmínek, které zajišťovaly zářivky (Osram-biolux) simulující denní světlo, fotoperioda byla přizpůsobena venkovním podmínkám. Teplota byla udržována na 18 – 24 °C a vlhkost na 30 - 50 %.

Po min. jednodenní aklimatizaci v domovské kleci byli ptáci testováni. Po dokončení testování byli ptáci opět vráceni do své klece, aby si odpočinuli a nasýtli se. Nejdříve jeden den po skončení testování byli ptáci označeni hliníkovými kroužky NM Praha a vypuštěni zpět do botanické zahrady.

4.1.2. Ptáčata

Ptáčata byla vybírána z hnízdních budek, které jsou vyvěšeny na dvou pražských lokalitách, a to v lesoparku Cibulka a v lokalitě v Troji, kde je část budek v lesoparku a část v třešňovém sadu. Z jednoho hnízda byla vybrána dvě až tři mláďata v závislosti na velikosti snůšky ve věku 12 - 14 dní. Ptáčata byla označena barevnými plastovými kroužky, kroužek na pravé noze označoval hnízdní budku a kroužek na levé konkrétního jedince. Poté byla ptáčata po čtyřech až šesti jedincích umístěna do umělých hnízd, která tvořily plastové přepravy (Fauna-box) vystlané papírovými utěrkami, a ručně dokrmena krmnou směsí pro ruční odchov ptáků (Handmix, Orlux), larvami potměníka moučného a vařenými vejci. Při každém krmení dostala ptáčata kapku vody. Každý den dostávala dvě larvy obalené ve vitaminové směsi Roboran (Unisvit s.r.o.), jednou za dva dny dostávala ve směsi rozmíchané malé množství vitaminového Kombisolu AD3E (Biofactory). Potrava byla podávána pinzetou nebo kapátkem. Krmení probíhalo jednou za dvě hodiny od 6:00 do 21:00. Po dosažení vzletnosti (stáří 18 - 20 dní) byla ptáčata přemístěna nejprve do menší, později do větší drátěné klece. Klec byla vybavena bidýlky, napáječkami a miskami s potravou, kterou tvořily larvy potměníka moučného a krmná směs smíchaná z vaječné směsi (Versele-Laga a Witte molen) a směsí pro hmyzožravé ptáky Uni Patee (Orlux) a Insect Patee (Orlux). Podle velikosti klece bylo v jedné kleci pět až osm ptáčat. Ta byla ještě dokrmována larvami a směsí dokud se nebyla schopna dostatečně nakrmit sama (stáří cca 30 dní). V tomto věku byla přesunuta do stejných domovských klecí, které byly v zimním období využívány pro chov dospělců (viz výše). V jedné kleci byli ubytováni dva až čtyři ptáci. Laboratorní podmínky odpovídali podmínkám chovu dospělých ptáků (viz výše). Od věku 35 dní mohlo probíhat testování. Po otestování byly odstraněny barevné kroužky, ptáčata byla označena hliníkovými kroužky kroužkovací stanice NM Praha a po skupinkách byla vypuštěna na původní lokalitě opatřené krmítky s potravou.

4.2. Experimentální zařízení

Experimenty probíhali v pokusné kleci, jejíž stěny a strop tvořilo drátěné pletivo v dřevěném rámu a přední stěnu jednosměrné sklo, které umožňovalo sledovat testovaného ptáka, aniž by ho rušila přítomnost experimentátora. Podlahu tvořila dřevěná deska a do rámu přední stěny byl vsazen otáčivý podnos (karusel), do kterého se vkládaly Petriho misky s kořistí. Klec měla rozměry 70 x 70 x 70 cm, byla vybavena bidýlkem a miskou s vodou. Osvětlení zajišťovaly zářivky simulujícími denní světlo. V zadní části byla na podstavci umístěna menší pozorovací klec o velikosti 40 x 30 x 30 cm. Tato klec byla vybavena dvěma

bidýlky a miskou s vodou. Pozorovací klec byla umístěna tak, aby pozorovatel, který se v ní během experimentu nacházel, měl možnost vidět do misek na karuselu a sledovat chování demonstrátora pohybujícího se ve velké pokusné kleci.

4.3. Pokusná kořist

V experimentech byla použita uměle vytvořená kořist, kterou tvořily papírové siluety ploštic rodu *Palomena* (Hemiptera: Pentatomidae) s vespod nalepenou částí larvy potemníka moučného. Jedlá varianta kořisti (později v práci nazývaná také pozitivní nebo S+) byla namočená do vody a nejedlá varianta (později nazývaná také negativní nebo S-) do 6% roztoku chininu, což je intenzivně hořká a pro ptáky averzivní látka (Lindström et al. 1999, Ham et al. 2006). V experimentu roztok chininu zastupuje sekret repelentních žláz živých ploštic. Siluety byly vytvořeny pomocí programu Adobe Photoshop, měly rozměry 15 x 10 mm a byly vytištěny na papírovou čtvrtku (250 g/m²). Obdobně byl vytvořen i světle šedý podklad (syty 40 %), na němž byla kořist předkládána. Umělá kořist byla použita z důvodu, aby byla pro ptáky nová. Dospělí ptáci totiž většinou mají s živou aposematickou kořistí zkušenost a vyhýbají se jí (Exnerová et al. 2007). Pro diskriminaci jedlé a nejedlé kořisti sloužila barva siluety, a to červená nebo zelená. Obě barvy byly maximálně kontrastní s maximální sytostí. Hodnoty RGB byly 0,255,0 u zelené a RGB 255,0,0 u červené. Aby byl odstraněn možný efekt předchozí preference pro jednu z barev, byli ptáci jednotlivých experimentálních skupin rozděleni do dvou podskupin, první měla jedlou kořist červenou, druhá zelenou.

4.4. Demonstrátoři

V experimentech byly využity dva typy demonstrátorů, kteří poskytovali odlišný typ informace o předložené kořisti. Poučení demonstrátoři předváděli testovaným jedincům diskriminaci mezi jedlou a nejedlou kořistí. Jedlou zkonzumovali, nejedlou nechali nedotčenou. Jeden poučený demonstrátor byl použit pro tři až čtyři dospělé pozorovatele a pro dva až tři juvenilní pozorovatele. Naivní nepoučení demonstrátoři testovaným jedincům předváděli averzivní reakci při kontaktu s nejedlou kořistí. Každý naivní demonstrátor byl v experimentu použit pouze jednou, tedy pro jednoho pozorovatele. V rámci dospělých jedinců byly jako demonstrátoři využity pouze samice, kvůli tomu, že v hejnech sýkor obvykle bývají samci dominantní (Brodin a Urhan 2015) a pokud by byl demonstrátor dominantní samec, mohla by být motivace testovaných ptáků ovlivněna jejich potenciální obavou z agresivní interakce. V experimentech s mláďaty byli jako demonstrátoři použiti

juvenilní jedinci, protože použití adultních ptáků není v probíhající hnízdní sezóně z etických důvodů možné.

4.4.1. Poučení demonstrátoři

Jako poučení demonstrátoři byli v experimentech využiti jedinci, kteří před vlastním experimentem prošli individuálním tréninkem diskriminace mezi jedlou a nejedlou kořistí. Trénink probíhal v blocích rozložených do několika po sobě následujících dní. První den pták absolvoval 40 kol, každé trvalo čtyři minuty. V každém mu byla předložena dvojice kořisti lišící se barvou – jedlá a nejedlá. Další dny byl trénink opakován ve zkrácené sekvenci deseti kol a trval až do dosažení požadovaného kritéria, kdy si pták v deseti po sobě jdoucích kolech správně vybral a zkonsumoval jedlou variantu kořisti a nejedlou variantu nechal nedotčenou.

4.4.2. Naivní demonstrátoři

Jako naivní demonstrátoři byli využiti jedinci, kteří neprošli diskriminačním tréninkem a neměli tudíž zkušenost s diskriminací jedlé a nejedlé varianty kořisti. Tito demonstrátoři testovanému jedinci předváděli averzivní reakci na nejedlou variantu kořisti. Jako chování typické pro reakci na nejedlou kořist se u sýkor objevuje otřepávání se, třepání hlavou a otírání zobáku o podklad (Hämäläinen et al. 2017, Landová et al. 2017).

4.5. Design experimentu

Experiment byl rozvržen do tří experimentálních dnů, viz tabulka 2. První den byli ptáci navykáni na experimentální klec, učeni hledat potravu v miskách na karuselu na dně klece, trénování při manipulační úloze a byl s nimi proveden preferenční test. Druhý den proběhla demonstrační fáze a diskriminační učení. Třetí den byl proveden test paměti. Pro zvýšení potravní motivace byli dvě hodiny před každou fází experimentu ptáci ponecháni bez přístupu k potravě, vodu měli k dispozici neustále. Před započítím experimentu byli testovaní jedinci po dobu dvou hodin umístěni ve společné kleci s demonstrátorem z důvodu familiarizace. Celý průběh experimentu byl zaznamenáván v programu Observer XT a zároveň byl pořízen videozáznam.

4.5.1. První experimentální den

Manipulační úloha

Po navyknutí na pokusnou klec a naučení ptáků hledat potravu v miskách na karuselu proběhla manipulační úloha, při které se ptáci učili hledat pod papírovým čtvercem o rozměrech 10 x 10 mm potravu. Tato úloha probíhala ve třech fázích. Nejdříve se pták naučil brát si larvu potemníka z papírku. Jakmile s larvou začal manipulovat, postoupila úloha do druhé fáze, kdy byla larva zčásti papírkem zakrytá. Po manipulaci s touto larvou nastala poslední fáze, kdy byla larva papírkem zakrytá úplně. Pokud ve druhé či třetí fázi pták nemanipuloval s larvou, musela se úloha vrátit do předchozí fáze. Manipulační úloha byla považována za úspěšnou, když pták třikrát po sobě manipuloval se zcela zakrytou larvou.

Preferenční test

Pokud pták úspěšně prošel manipulační úlohou, byl s ním proveden preferenční test. Cílem tohoto testu bylo zjistit, zda má testovaný jedinec vrozenou či naučenou preferenci k jedné variantě kořisti, by mohla případně ovlivnit výsledky dalšího experimentu. Zároveň se zjišťováním preference bylo zajištěno, že se testovaný pták seznámil s oběma barevnými variantami kořisti, které pro něj tak nebyly nové. Test probíhal v pěti čtyřminutových kolech. V každém kole byla testovanému jedinci nabídnuta dvojice kořistí, kterou byly červené a zelené siluety ploštic s vespod nalepenou částí larvy potemníka moučného. Obě varianty zde byly jedlé. Byly předkládány v Petriho miskách na šedém pozadí. Pozice barevných variant se střídala, byla tak testována i poziční preference. Bylo zaznamenáváno pořadí, v jakém pták manipuloval s kořistí a to, zda ji zahodil nebo ochutnal či pozřel.

4.5.2. Druhý experimentální den

Druhý experimentální den probíhala velká část vlastního experimentu, a to demonstrační fáze a diskriminační učení.

Demonstrační fáze

Demonstrační fáze předcházela vlastnímu diskriminačnímu učení. Před jejím zahájením byli ptáci ponecháni jednu hodinu bez přístupu k potravě, aby byli motivovaní. Testování ptáci byli náhodně rozděleni do tří experimentálních skupin podle typu demonstrátora, kterého měli možnost v této fázi pozorovat. V rámci skupiny byli ptáci rozděleni do dvou podskupin. Polovina měla jako pozitivní podnět červenou siluetu ploštice

s vespod nalepenou částí larvy namočenou do vody a jako negativní podnět zelenou siluetu s nelepenou částí larvy namočenou do roztoku chininu. Druhá polovina to měla opačně.

1) Skupina s poučeným demonstrátorem

Testování jedinci z této skupiny byli na jednu hodinu umístěni do malé pozorovací klece a měli možnost pozorovat poučeného jedince, který ve velké pokusné kleci prováděl diskriminaci mezi jedlou a nejedlou kořistí. Tomu byla v deseti čtyřminutových kolech následujících těsně po sobě předložena vždy dvojice jedlé a nejedlé kořisti lišící se barvou. Kořist byla podávána v Petriho miskách na šedém pozadí. Sociální informace v tomto případě spočívala v tom, že demonstrátor správně předvedl vyřešení diskriminační úlohy tak, že zkonsumoval jedlou variantu kořisti a nejedlou nechal nedotčenou. Protože bylo pro demonstrátory obtížné celé čtyři minuty nemanipulovat s nejedlou kořistí, byla tato doba zkrácena. Poté, co manipuloval s jedlou kořistí, byla nejedlá kořist ponechána na karuselu ještě dvě minuty, během kterých měl pozorovatel možnost sledovat, že zůstává nedotčena. Potom byla odebrána.

2) Skupina s naivním demonstrátorem

Testování jedinci z této skupiny byli opět na jednu hodinu umístěni do pozorovací klece. Opět měli možnost pozorovat demonstrátora, kterému byla v deseti čtyřminutových kolech předložena dvojice jedlé a nejedlé kořisti lišící se barvou. V tomto případě sociální informace spočívala v averzivní reakci demonstrátora na kontakt s nejedlou kořistí. Ta se projevovala otřepáváním se, třepáním hlavou a otíráním zobáku.

3) Kontrolní skupina bez demonstrátora

Testování jedinci z této skupiny byli také na jednu hodinu umístěni do pozorovací klece a měli možnost sledovat jiného jedince, který byl ve velké pokusné kleci. Tomu však nebyla předkládána žádná kořist. Neměli tak k dispozici žádný typ sociální informace.

Averzivní diskriminační učení

Bezprostředně po skončení demonstrační fáze byl demonstrátor odchycen a vrácen do domovské klece a pozorovatel byl přesunut do velké pokusné klece, kde cca jednu minutu aklimatizoval. Potom začalo diskriminační učení, ve kterém se testovaný pták učil rozlišovat mezi jedlou a nejedlou kořistí, kterou představovaly červené a zelené siluety ploštic s vespod nalepenou částí larvy. Kořist byla předkládána v Petriho miskách na šedém pozadí, vždy ve dvojici (pozitivní a negativní) v sekvenci čtyřiceti kol. Každé kolo trvalo čtyři minuty. Za platné se kolo považovalo, pokud pták manipuloval alespoň s jednou variantou kořisti. Pokud tomu tak nebylo, muselo se kolo zopakovat. Pozice jedlé a nejedlé kořisti se střídala, aby se pták nenaučil rozlišovat mezi nimi díky jejich poloze. Bylo zaznamenáváno pořadí, v jakém pták manipuloval s kořistí, a to, jestli ji zahodil nebo ochutnal či pozřel. Vyhodnocoval se počet správně vyřešených kol (pták vybral jedlou kořist jako první) v jednotlivých sekvencích diskriminačního učení.

4.5.3. Třetí experimentální den – paměťový test

Testování ptáci byli vždy následující den podrobeni paměťovému testu pro ověření efektivity naučené averze. Ten probíhal stejně jako diskriminační učení, byl ale zkrácen na deset kol. Opět se zaznamenávalo pořadí, v jakém ptáci manipulovali s kořistí a zda ji zahodili nebo ochutnali či zkonsumovali.

Tabulka 2 Design experimentu

Experimentální skupina	Experimentální den	1. experimentální den	2. experimentální den	3. experimentální den
1. skupina s poučeným demonstrátorem		Navykání na pokusnou klec a na karusel	Demonstrační fáze: Správné řešení diskriminační úlohy	Paměťový test
		Manipulační úloha	Diskriminační učení	
		Prefereční test		
2. skupina s naivním demonstrátorem		Navykání na pokusnou klec a na karusel	Demonstrační fáze: Averzivní reakce na negativní kořist	Paměťový test
		Manipulační úloha	Diskriminační učení	
		Prefereční test		
3. kontrolní skupina		Navykání na pokusnou klec a na karusel	Demonstrační fáze: Žádná sociální informace	Paměťový test
		Manipulační úloha	Diskriminační učení	
		Prefereční test		

4.6. Statistické zpracování dat

Pro vyhodnocení dat byl použit program Statistica 13 (StatSoft Inc.). Nulová hypotéza byla zamítnuta při pětiprocentní hladině významnosti.

4.6.1. Preferenční test

V preferenčním testu bylo zjišťováno, jestli mají ptáci iniciální preferenci pro jednu variantu kořisti, zda se tím liší dospělí ptáci od mláďat a zda má tato preference vliv na pozdější učení.

Při hodnocení iniciální preference byla nejdříve zjišťována preference pro zelenou kořist, poté bylo stejně zjišťováno, zda ptáci preferují tu barvu kořisti, která pro ně bude v experimentu představovat pozitivní podnět. Obojí bylo provedeno pomocí single sample t-testu. Nejdříve bylo spočítáno, v kolika z pěti kol si testovaný jedinec vybral danou kořist jako první (zelenou, případně tu barvu kořisti, která pro ně bude v experimentu představovat pozitivní podnět). Preferenční skóre bylo vyjádřeno jako podíl kol, kdy byla daná kořist preferovaná, s hodnotami od 0 do 1. Hodnoty byly porovnány vůči referenční hodnotě 0,5. Rozdíl v preferencích pro zelenou variantu kořisti mezi dospělými ptáky a ptáčaty byl hodnocen pomocí t-testu.

Dále bylo zjišťováno, zda iniciální preference ovlivnila pozdější diskriminační učení. K tomu byla vyhodnocována korelace mezi preferenčním skórem (viz výše, počítaným pouze pro kořist, která v experimentu představovala pozitivní podnět) a dvěma různými alternativami vyjádření úspěšnosti v diskriminačním učení. Byly jimi celkový počet úspěšných kol a kritérium 5. Hodnotou kritéria 5 je číslo kola, ve kterém bylo dosaženo kritéria pěti po sobě jdoucích úspěšně vyřešených kol. Za úspěšně vyřešené se kolo považovalo, pokud pták manipuloval nejdříve s pozitivní kořistí. Dospělci a ptáčata byli hodnoceni zvlášť. Tato korelace byla hodnocena pomocí Spearmanova korelačního koeficientu.

4.6.2. Chování demonstrátora

Pro ověření, že skupiny poučených demonstrátorů a skupiny naivních demonstrátorů předváděly průkazně odlišné chování, jsme provedli dvě srovnání. Nejdříve jsme hodnotili, kolikrát demonstrátor manipuloval s negativní kořistí. Srovnání demonstrátorů bylo provedeno pomocí Mann-Whitneyova testu. Dospělci a ptáčata byli hodnoceni zvlášť. Dále byly srovnávány celkové časy jednotlivých averzivních reakcí, které demonstrátoři předváděli (průměry ze všech kol demonstrační fáze). Tyto reakce byly dvě, čištění zobáku a ořepávání

se. Opět byli demonstrátoři srovnáni pomocí Mann–Whitneyova testu, zvlášť dospělí ptáci a zvlášť ptáčata.

4.6.3. Diskriminační učení

Pozorování demonstrátora mohlo ovlivnit různé chování testovaných jedinců. Dopředu nebylo jisté které a jak, proto bylo diskriminační učení hodnoceno několika způsoby.

Nejdříve byl zjišťován vliv typu demonstrátora na latenci k manipulaci s negativní kořistí (S-) v prvním kole učení. Vyhodnocení probíhalo pomocí vícefaktorové ANOVA, zvlášť pro dospělé a zvlášť pro ptáčata. Závislou proměnnou byla logaritmovaná latence k S- a nezávislými faktory byly u dospělých věk (jednoletí nebo víceletí), pohlaví, typ demonstrátora (poučený, naivní nebo kontrola) a S+ (barva pozitivní kořisti). U ptáčat byly nezávislými faktory pouze typ demonstrátora a S+. Poté byly srovnány skupiny s různými typy demonstrátorů pomocí Fisherova LSD post-hoc testu.

Dále byla hodnocena preference na začátku diskriminačního učení, testovaná byla úspěšnost prvních a druhých pěti kol u dospělých jedinců. Hodnocení vlivu různých faktorů na tuto úspěšnost probíhalo pomocí vícefaktorové ANOVA. Závislou proměnnou byl počet správně vyřešených kol (v první nebo druhé pětici). Nezávislými faktory byly typ věk, stáří, typ demonstrátora a barva S+. Pokud byl prokázán vliv typu demonstrátora, byly srovnány skupiny s různými typy demonstrátorů pomocí Fisherova LSD post-hoc testu.

Hodnoceno bylo i to, jak úspěšní byli testovaní ptáci v jednotlivých částech učení a zda se zlepšovali. Učení bylo rozděleno na 4 sekvence po deseti kolech (desítky). Hodnocení probíhalo pomocí repeated–measures ANOVA. Dospělci a ptáčata byli hodnoceni samostatně, v rámci tohoto rozdělení byly ještě zvlášť hodnoceny skupiny lišící se typem demonstrátora. Závislými proměnnými byly počty správně vyřešených kol v jednotlivých „desítkách“ a nezávislým faktorem pořadí „desítky“ (1, 2, 3 nebo 4).

Pomocí vícefaktorové ANOVA byl vyhodnocován vliv různých faktorů na úspěšnost v prvních dvaceti kolech, druhých dvaceti kolech a na celkovou úspěšnost diskriminačního učení. Hodnotili jsme dospělé ptáky a ptáčata zvlášť. Závislou proměnnou byl vždy počet správně vyřešených kol (v prvních 20 kolech, v druhých 20 kolech nebo celkový). Nezávislými faktory byly u dospělých ptáků věk, pohlaví, typ demonstrátora a S+. U ptáčat byly nezávislými faktory pouze typ demonstrátora a S+. Pokud byl prokázán vliv typu demonstrátora, byly srovnány skupiny s různými typy demonstrátorů pomocí Fisherova LSD post-hoc testu.

U skupiny s naivním demonstrátorem byl zjišťován vliv intenzity averzivních reakcí předváděných demonstrátorem (otírání zobáku a ořepávání se) na úspěšnost diskriminačního učení testovaného jedince. Byla počítána korelace mezi celkovými časy jednotlivých reakcí demonstrátora (průměr z deseti kol demonstrační fáze) a úspěšností prvních dvaceti kol, úspěšností posledních deseti kol a kritériem 5. Korelace byla hodnocena pomocí Spearmanova korelačního koeficientu. V tomto případě byli ptáci nejdřív hodnoceni dohromady, a pak dospělci a ptáčata samostatně.

Za další způsob hodnocení úspěšnosti diskriminačního učení bylo zvoleno dosažení počtu po sobě jdoucích správně vyřešených kol (kritérium 5). Hodnotou tohoto kritéria bylo číslo kola, ve kterém bylo poprvé tohoto kritéria dosaženo. Dospělci a ptáčata byli hodnoceni zvlášť. Data byla analyzována pomocí vícefaktorové ANOVA, kde závislou proměnnou byla hodnota pro „kritérium 5“ a nezávislými faktory u dospělých byly kategorie věk, pohlaví, typ demonstrátora a S+. U ptáčat byly nezávislými faktory pouze typ demonstrátora a S+. Pokud byl prokázán vliv typu demonstrátora, byly pomocí Fisherova LSD testu mezi sebou srovnány experimentální skupiny.

Zjišťovali jsme i to, zda mají některé faktory vliv na to, kolikrát během učení pokusil pták konzumovat negativní kořist. Data byla analyzována pomocí vícefaktorové ANOVA, samostatně pro dospělé a ptáčata. Závislou proměnnou zde byl celkový počet kol, kdy pták negativní kořist pozřel nebo ochutnal. Nezávislými faktory byly u dospělých věk, pohlaví, typ demonstrátora a S+, u ptáčat pouze typ demonstrátora a S+.

Nakonec bylo ještě zjišťováno, zda se liší celková úspěšnost v diskriminačním učení u dospělých ptáků a ptáčat. Nejprve byl zjišťován vliv věku na úspěšnost u všech ptáků dohromady, bez ohledu na to jakého demonstrátora pozorovali. Pak byli rozdělení podle toho, jaký typ demonstrátora měli možnost pozorovat, a byl zjišťován vliv věku v rámci těchto skupin. Použita byla jednofaktorová ANOVA. Závislou proměnnou byla celková úspěšnost (počet úspěšně vyřešených kol). Nezávislým faktorem byla věková kategorie (dospělý nebo ptáče).

4.6.4. Paměťový test

U paměťového testu byl hodnocen vliv různých faktorů na celkovou úspěšnost. Zvlášť byli hodnoceni dospělci a zvlášť ptáčata. Hodnocení proběhlo pomocí vícefaktorové ANOVA, závislou proměnnou byl počet správně vyřešených kol v paměťovém testu a

nezávislými faktory u dospělých byly věk, pohlaví, typ demonstrátora a barva S+, u ptáčat pak pouze typ demonstrátora a barva S+.

Další věcí, která byla hodnocena, bylo srovnání úspěšnosti v posledních deseti kolech učení s úspěšností v paměťovém testu. Použit k tomu párový byl t-test. Srovnávaly se počty správně vyřešených kol v posledních deseti kolech s počty správně vyřešených kol v deseti kolech paměťového testu. Hodnoceni byli samostatně dospělci a ptáčata.

Stejně jako u diskriminačního učení jsme ještě zjišťovali, zda se v celkové úspěšnosti v paměťovém testu liší dospělí ptáci od ptáčat. K hodnocení byla použita jednofaktorová ANOVA. Závislou proměnnou byl počet úspěšně vyřešených kol v paměťovém testu. Nezávislým faktorem byla věková kategorie (dospělý nebo ptáče). Hodnotila se každá experimentální skupina zvlášť.

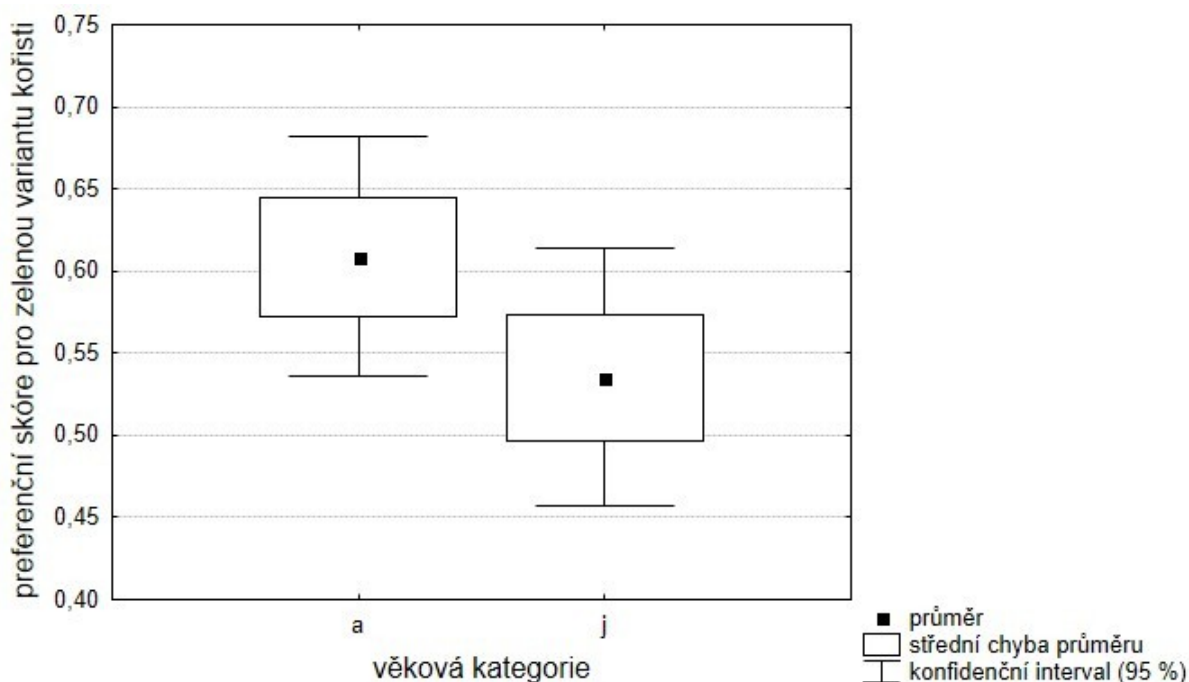
5. Výsledky

5.1. Preferenční test

V preferenčním testu bylo vyhodnocováno, jestli testovaní ptáci vykazovali iniciální preferenci pro některou z barevných variant kořisti, jestli se tato preference liší u dospělých jedinců a u mláďat, a zda případná preference pro budoucí pozitivní kořist (S+) ovlivnila následné diskriminační učení. Vyjádření úspěšnosti bylo v tomto případě pomocí diskriminačního kritéria 5 (k dosažení tohoto kritéria musel pták pět kol za sebou manipulovat s pozitivní kořistí před negativní) a celkovým počtem úspěšně vyřešených kol.

U dospělých ptáků byla zjištěna mírná preference pro zelenou kořist (single sample t-test: $N = 46$; $t = 3$; $p = 0,004$), viz graf 1. U ptáčat nebyla zjištěna preference pro žádnou barevnou variantu kořisti (single sample t-test: $N = 34$; $t = 0,918$; $p = 0,365$). Rozdíl mezi věkovými kategoriemi nebyl prokázán (single sample t-test: $N = 80$; $t = 1,370$; $p = 0,174$). Preference pro barvu budoucí S+ nebyla prokázána u dospělých (single sample t-test: $N = 46$; $t = -0,997$; $p = 0,324$) ani u mláďat (single sample t-test: $N = 34$; $t = 1,566$; $p = 0,127$). Nebyla prokázána ani korelace mezi preferencí pro kořist, která později v diskriminačním učení představovala pozitivní podnět, a úspěšností v diskriminačním učení, a to ani u dospělých ptáků (Spearmanův korelační koeficient: hodnota pro kritérium 5 = $-0,214$; hodnota pro celkovou

úspěšnost = 0,234, $p > 0,05$) ani u ptáčat (hodnota pro kritérium 5 = -0,124; hodnota pro celkovou úspěšnost = 0,213, $p > 0,05$).

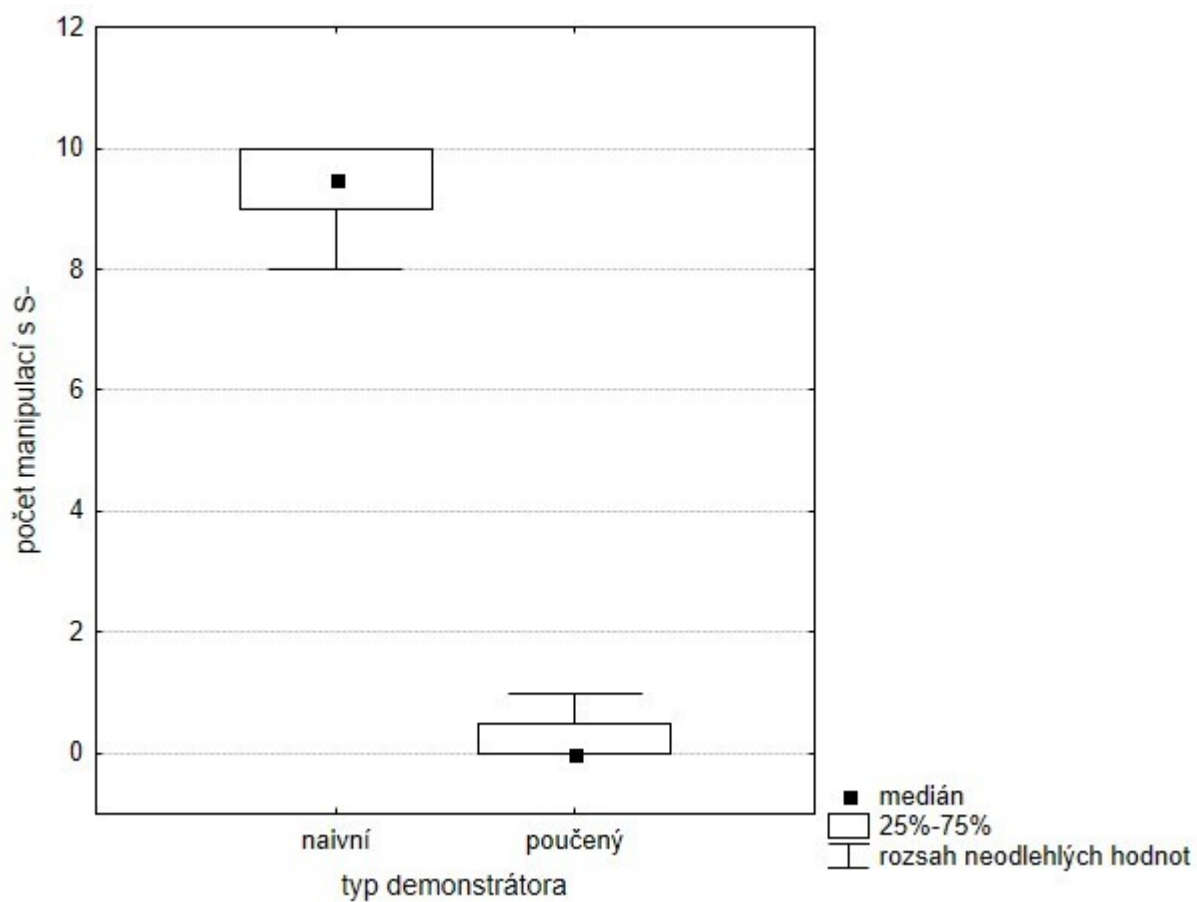


Graf 1: rozdíl preferencí pro zelenou barvu mezi dospělými ptáky a ptáčaty

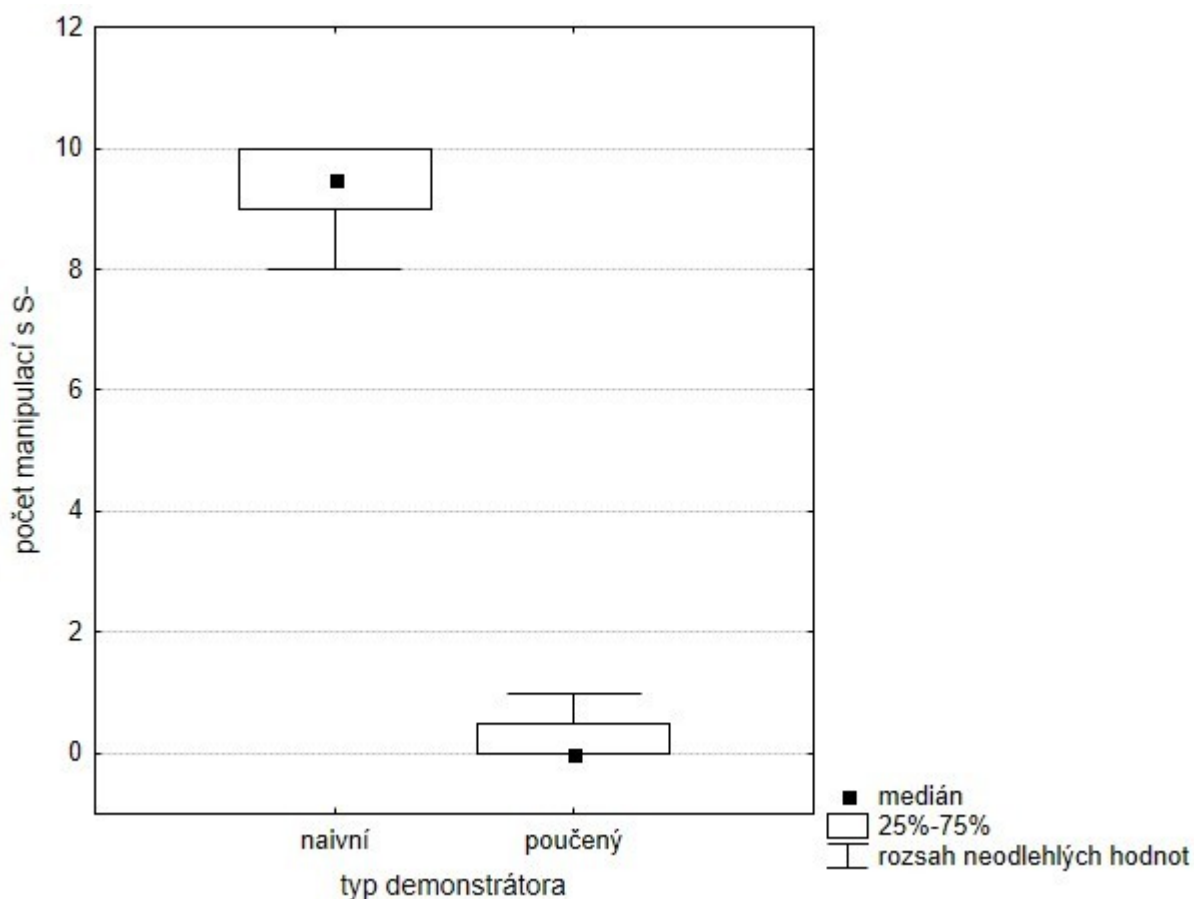
5.2. Chování demonstrátora

Pro ověření, že se naivní a poučený demonstrátoři liší v reakcích na nabízenou kořist, jsme hodnotili, zda se průkazně liší v počtu manipulací s negativní kořistí a v celkových časech averzivních reakcí.

Poučení a naivní demonstrátoři se průkazně lišili v počtu manipulací s negativní kořistí, a to jak dospělí ptáci (Mann-Whitney test: $N_1 = 14$; $N_2 = 16$; $Z = 4,656$, $p < 0,0001$), tak ptáčata (Mann-Whitney test: $N_1 = 11$; $N_2 = 12$; $Z = 4,062019$; $p < 0,0001$), viz graf 2 a graf 3.

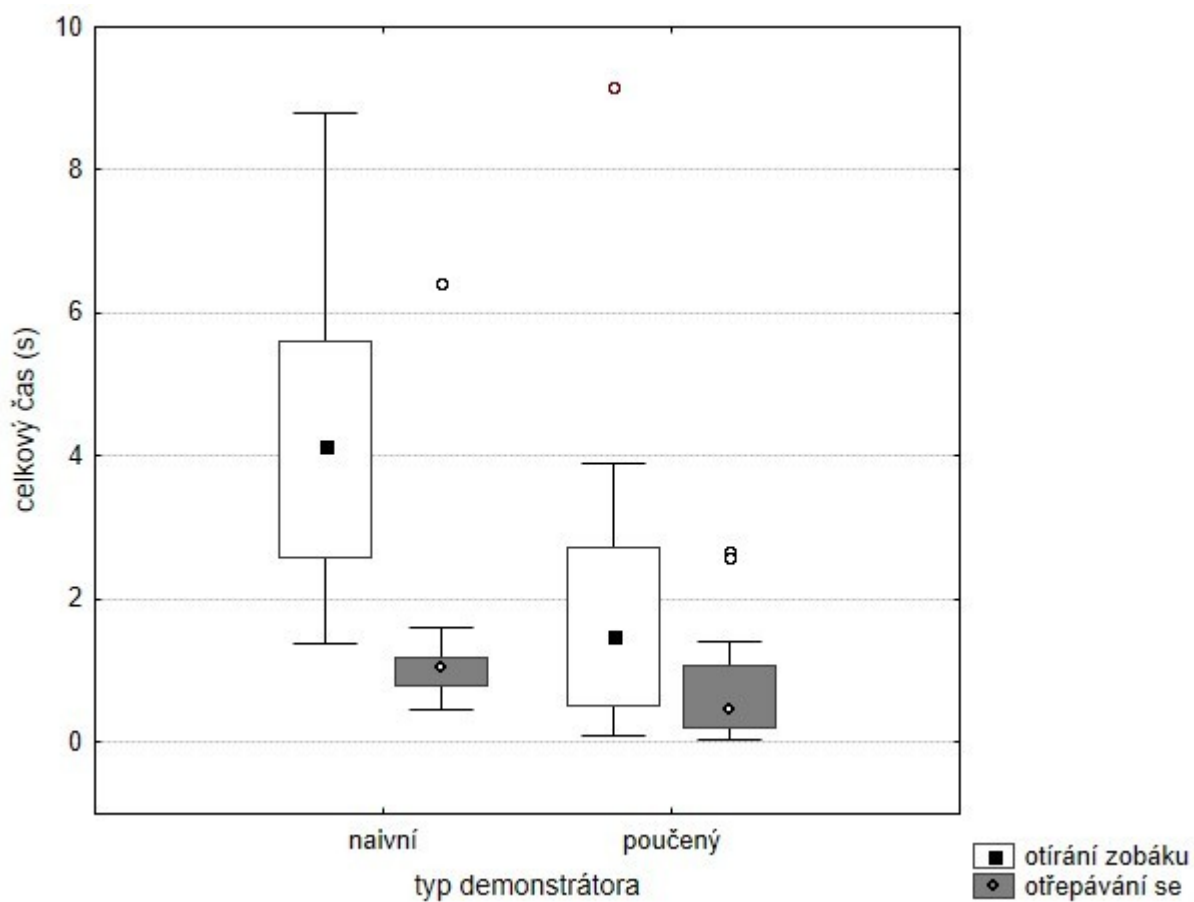


Graf 2 Srovnání dospělých naivních a poučených demonstrátorů: počet kol, ve kterých manipulovali s negativní kořistí (S-)

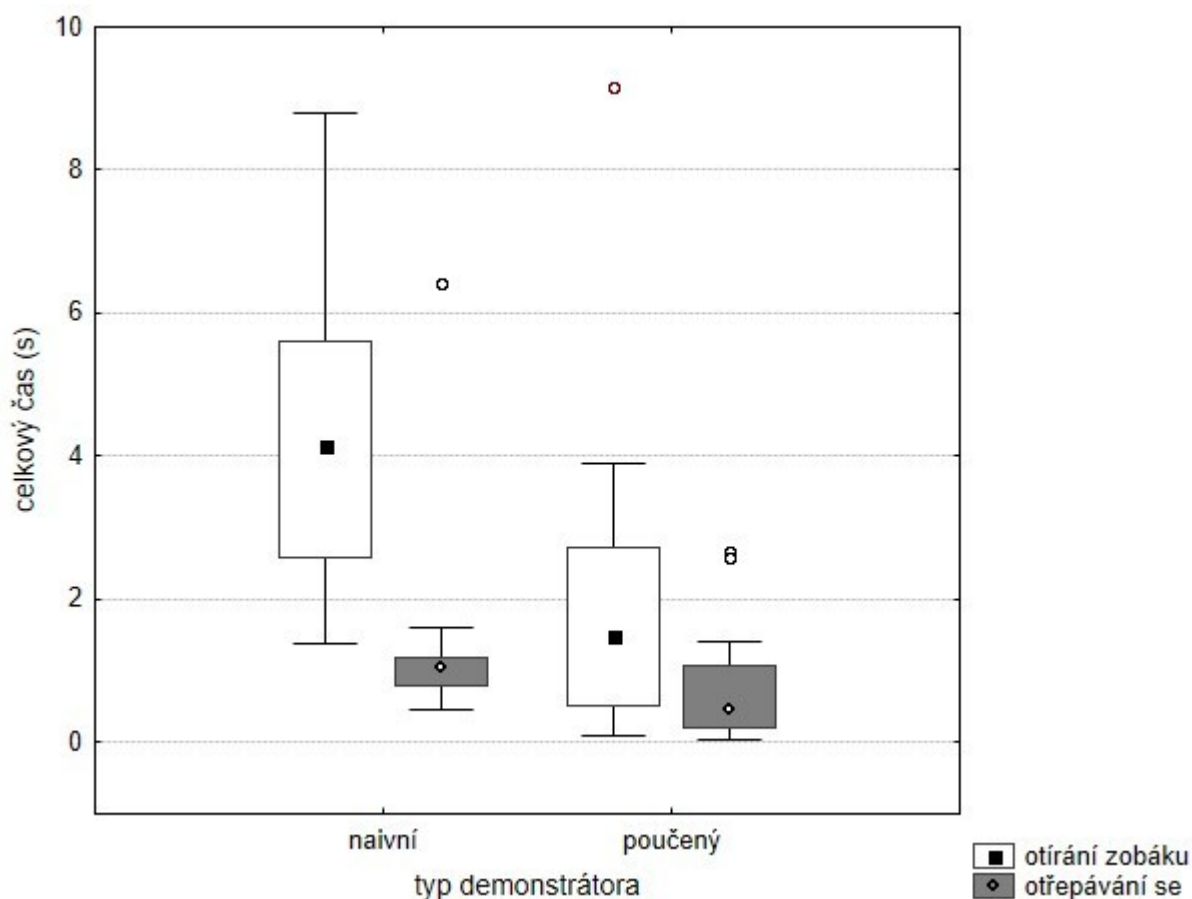


Graf 3 Srovnání naivních a poučených demonstrátorů u ptáčat: počet kol, ve kterých manipulovali s negativní kořistí (S-)

Naivní a poučení demonstrátoři se lišili i v časech trvání jednotlivých averzivních reakcí. Dospělí ptáci se lišili hlavně v čištění zobáku (Mann-Whitney test: $N_1 = 14$; $N_2 = 16$; $Z = 2,744$; $p = 0,0060$), ale průkazně se lišili i v časech otřepávání (Mann-Whitney test: $N_1 = 14$; $N_2 = 16$; $Z = 2,266$; $p = 0,0235$). I u ptáčat se naivní a poučení demonstrátoři průkazně lišili v časech čištění zobáku (Mann-Whitney test: $N_1 = 11$; $N_2 = 12$; $Z = 2,523$; $p = 0,0122$) i otřepávání se (Mann-Whitney test: $N_1 = 11$; $N_2 = 12$; $Z = 3,57$; $p = 0,0004$), viz graf 4 a graf 5.



Graf 4 Srovnání dospělých naivních a poučených demonstrátorů: časy averzivních reakcí. V grafu jsou znázorněny průměry, střední chyby průměrů, konfidenční intervaly (95 %) a odlehlá pozorování.

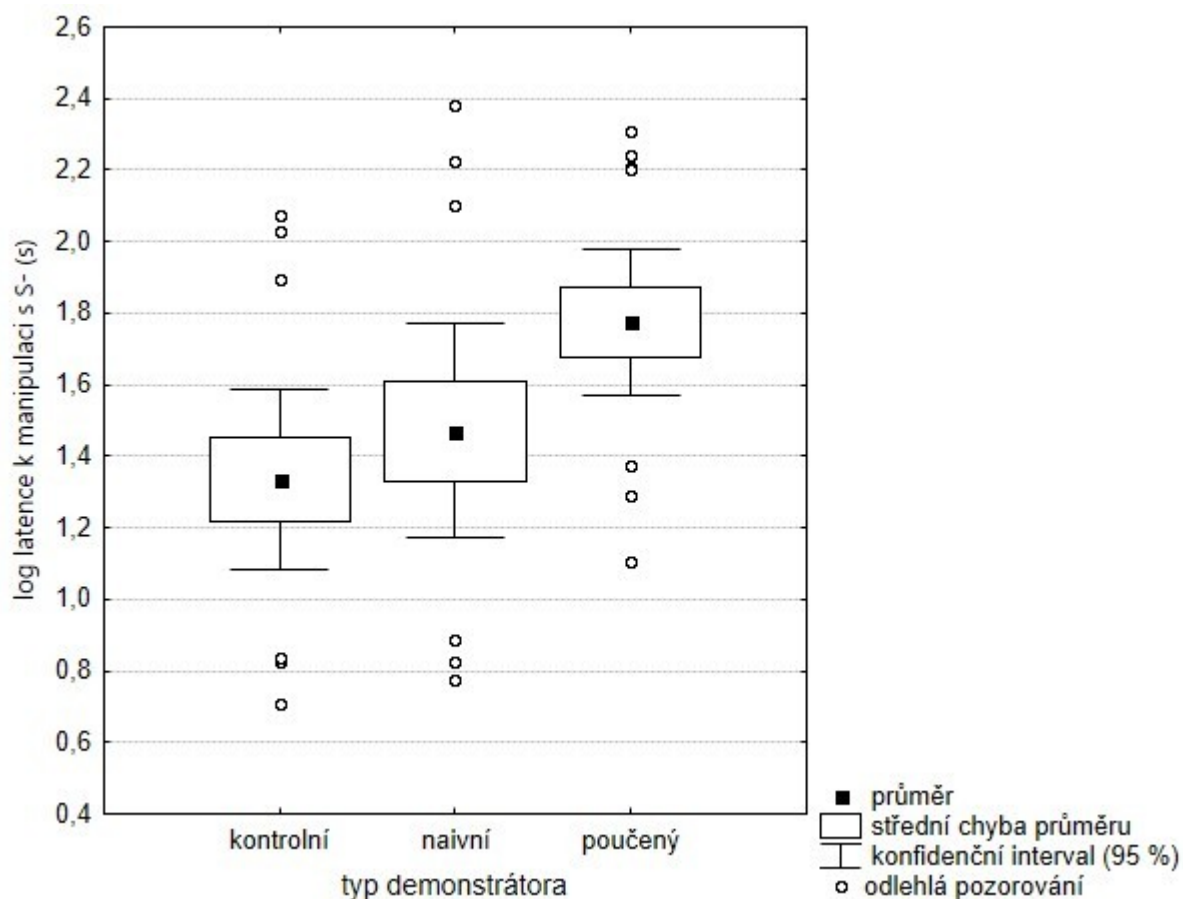


Graf 5 Srovnání naivních a poučených demonstrátorů u ptácat: čas strávený averzivními reakcemi. V grafu jsou znázorněny průměry, střední chyby průměrů, konfidenční intervaly (95 %) a odlehlá pozorování.

5.3. Diskriminační učení

5.3.1. Latence k manipulaci s S- v prvním kole

Na latenci k manipulaci s negativní kořistí v prvním kole měl u dospělých ptáků vliv typ demonstrátora (vícefaktorová ANOVA: $N = 46$; $F = 3,488$; $p = 0,0402$). Průkazně se liší skupina s poučeným demonstrátorem od kontrolní skupiny, a to tak, že ptáci ze skupiny s poučeným demonstrátorem mají latence k S- v prvním kole delší (post hoc Fisher LSD test: $p = 0,0107$). Nebyl prokázán vliv věku ($N = 46$; $F = 2,098$; $p = 0,1553$), pohlaví ($N = 46$; $F = 0,1$; $p = 0,7540$) ani barvy pozitivní kořisti ($N = 46$; $F = 0,091$; $p = 0,7651$). U skupiny s naivním demonstrátorem nebyla prokázána odlišnost od dalších dvou skupin (post hoc Fisher LSD test: $p > 0,05$), viz Graf 6.

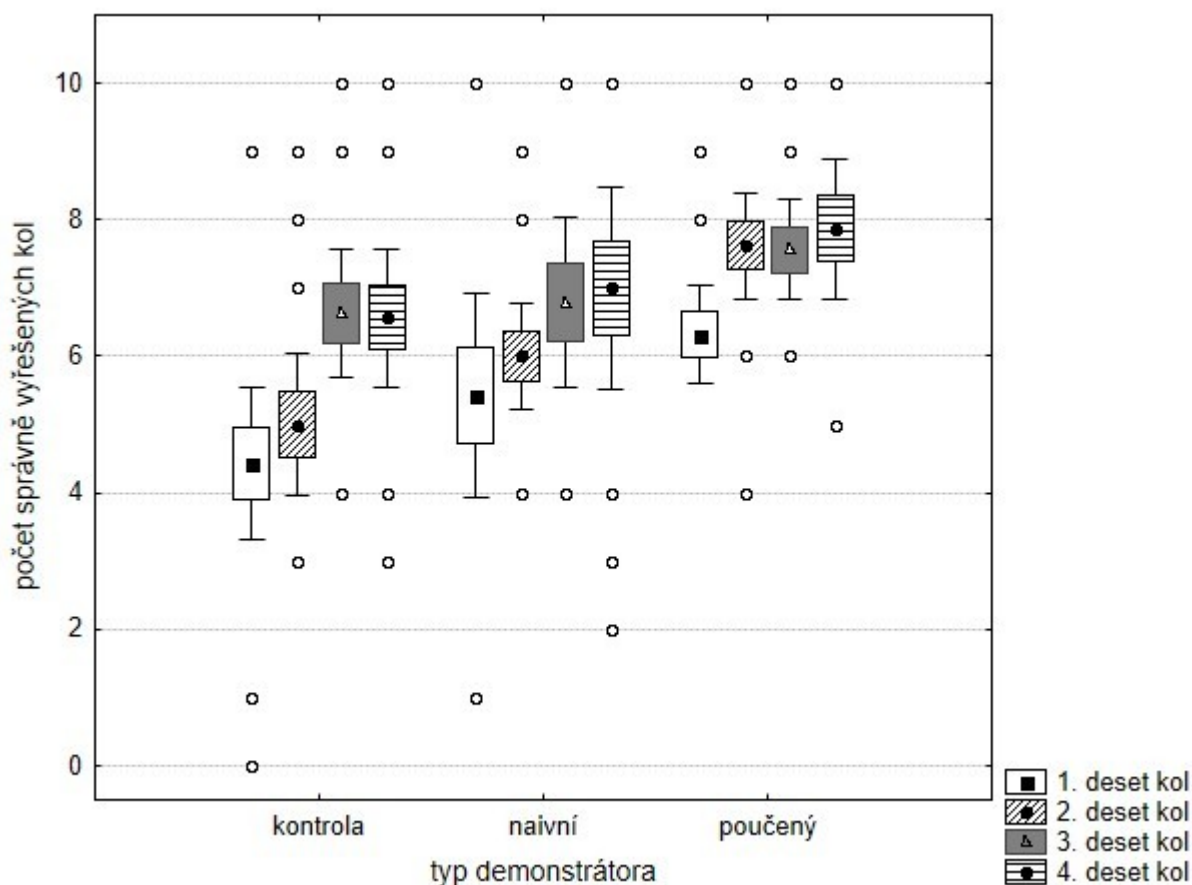


Graf 6 Srovnání logaritmované latence dospělých ptáků k manipulaci s S- v prvním kole učení u různých typů demonstrátorů

U ptáčat nebyl prokázán žádného z testovaných faktorů. Na latenci k S- v prvním kole učení neměl vliv ani typ demonstrátora (vícefaktorová ANOVA: $N = 34$; $F = 0,442$; $p = 0,6471$) ani barva pozitivní kořisti ($N = 34$; $F = 0,715$; $p = 0,4043$).

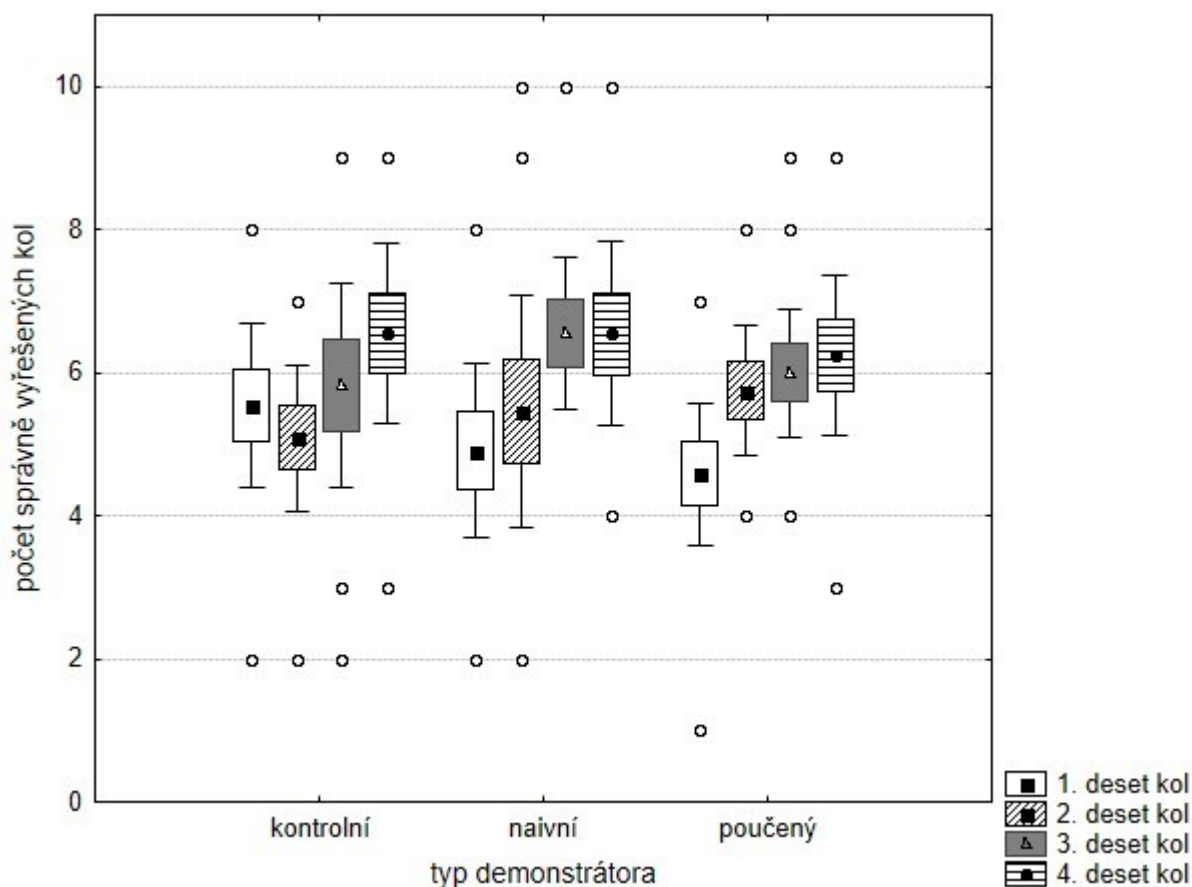
5.3.2. Průběh učení

U všech experimentálních skupin dospělých ptáků došlo v průběhu učení ke zvyšování úspěšnosti (repeated-measures ANOVA: kontrolní skupina: $N = 16$; $F = 9,57$; $p = 0,0001$, skupina s naivním demonstrátorem: $N = 14$; $F = 3,861$; $p = 0,0291$, skupina s poučeným demonstrátorem: $N = 16$; $F = 6,208$; $p = 0,0013$), viz graf 7.



Graf 7 Průběh diskriminačního učení dospělých ptáků u jednotlivých experimentálních skupin. V grafu jsou znázorněny průměry, střední chyby průměrů, konfidenční intervaly (95 %) a odlehlá pozorování.

Zatímco u dospělých ptáků bylo zvyšování úspěšnosti u všech experimentálních skupin, u ptáčat se zvyšování úspěšnosti u kontrolní skupiny neprokázalo (repeated-measures ANOVA: $N = 11$; $F = 1,503$; $p = 0,2338$). Skupiny s naivním a s poučeným demonstrátorem se během diskriminačního učení průkazně zlepšily (repeated-measures ANOVA: naivní demonstrátor; $N = 11$; $F = 3,512$; $p = 0,0271$, poučený demonstrátor: $N = 12$; $F = 3,605$; $p = 0,0234$), viz graf 8.



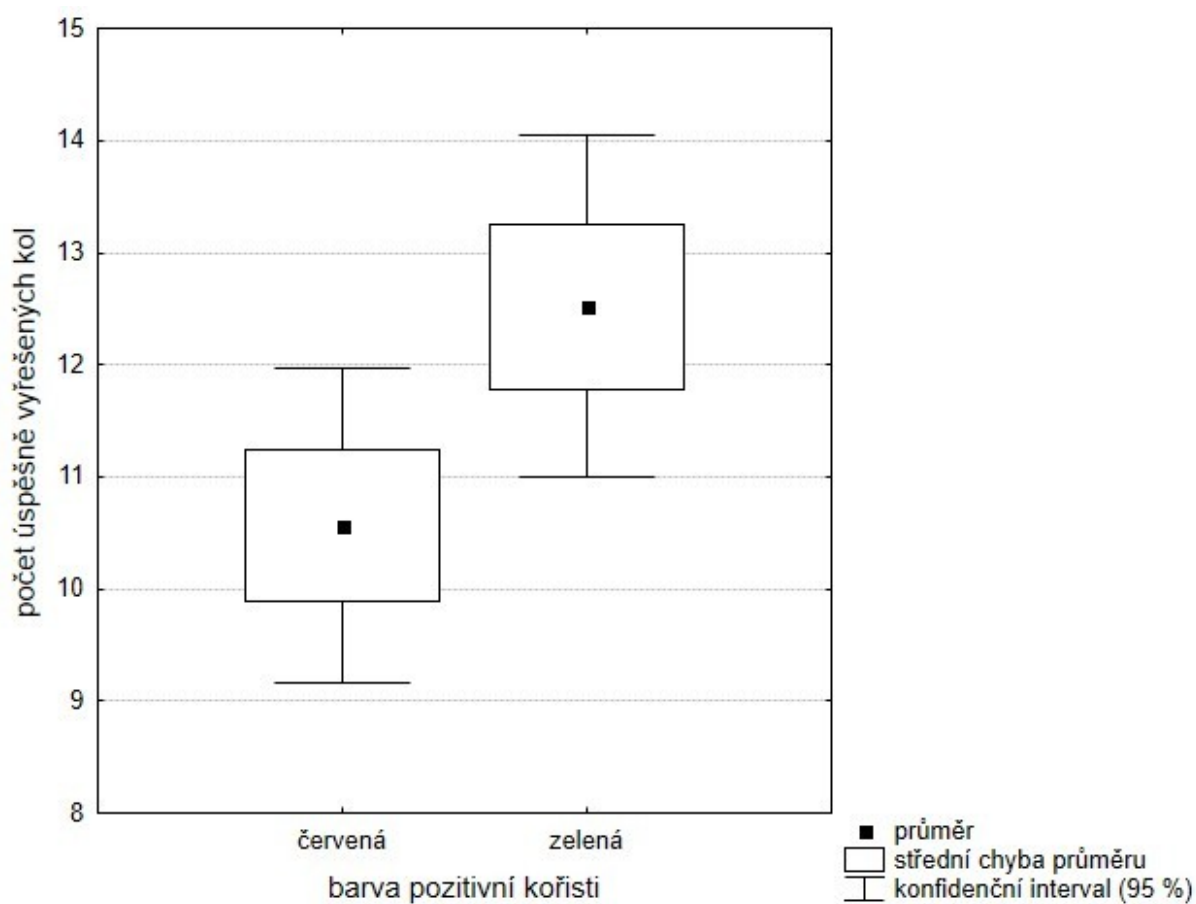
Graf 8 Průběh diskriminačního učení ptácat u jednotlivých experimentálních skupin. V grafu jsou znázorněny průměry, střední chyby průměrů, konfidenční intervaly (95 %) a odlehlá pozorování.

5.3.3. Úspěšnost v prvních 20 kolech, druhých 20 kolech a celkový počet úspěšných kol

Dospělí ptáci

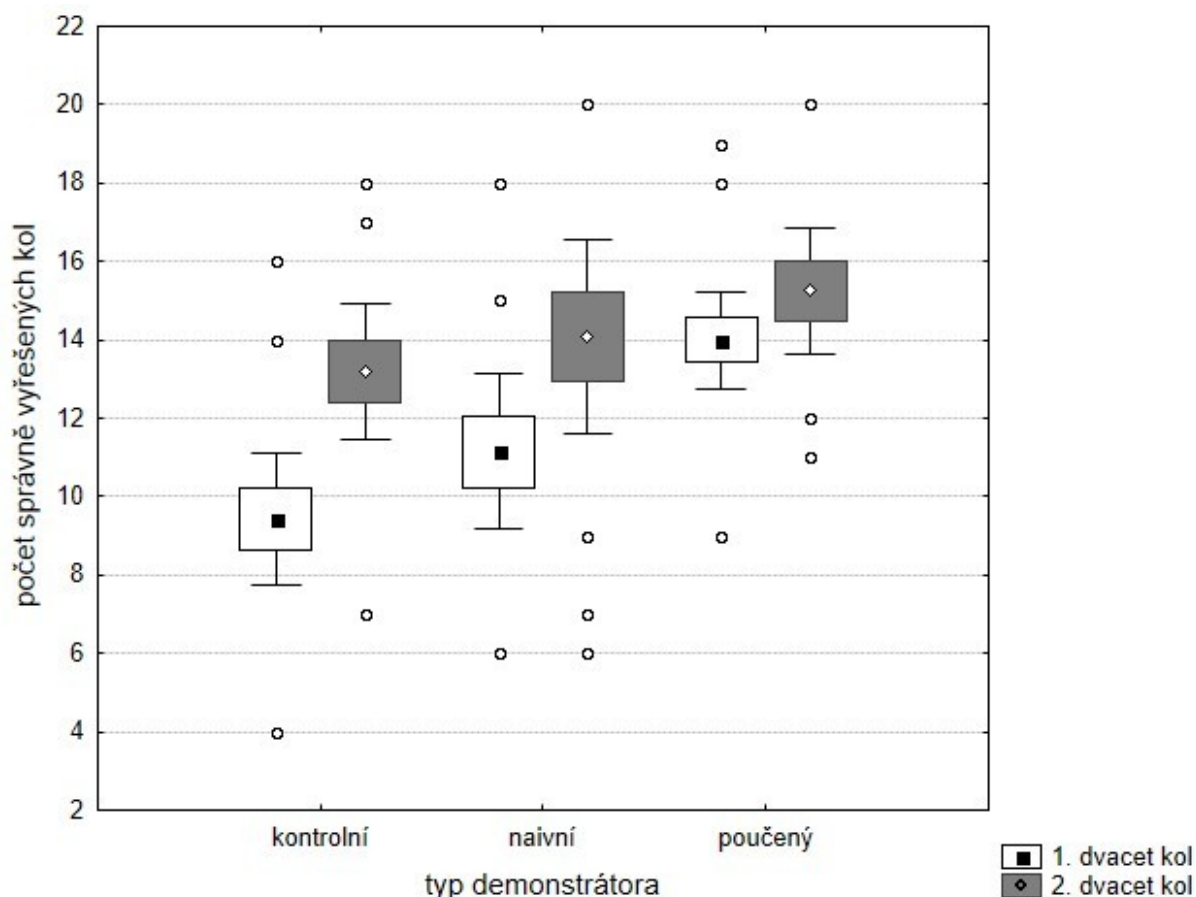
U dospělých jedinců měly na úspěšnost v prvních 20 kolech vliv typ demonstrátora (vícefaktorová ANOVA: $N = 46$; $F = 10,222$; $p = 0,0003$) a barva pozitivní kořisti (vícefaktorová ANOVA: $N = 46$; $F = 4,210$; $p = 0,0468$). Pokud byla pozitivní kořist zelená, šlo ptákům učení lépe, viz graf 9. Vliv pohlaví ani věku zde nebyl prokázán (vícefaktorová ANOVA: $N = 46$; pohlaví: $F = 0,223$; $p = 0,6392$; věk: $F = 0,190$; $p = 0,6653$).

Skupina s poučeným demonstrátorem se průkazně lišila od ostatních dvou skupin (post hoc Fisher LSD test: p pro kontrolní skupinu = 0,0001; p pro skupinu s naivním demonstrátorem = 0,0101). Odlišnost skupiny s naivním demonstrátorem a kontrolní skupiny nebyla prokázána (post hoc Fisher LSD test: $p = 0,1148$), viz graf 10.



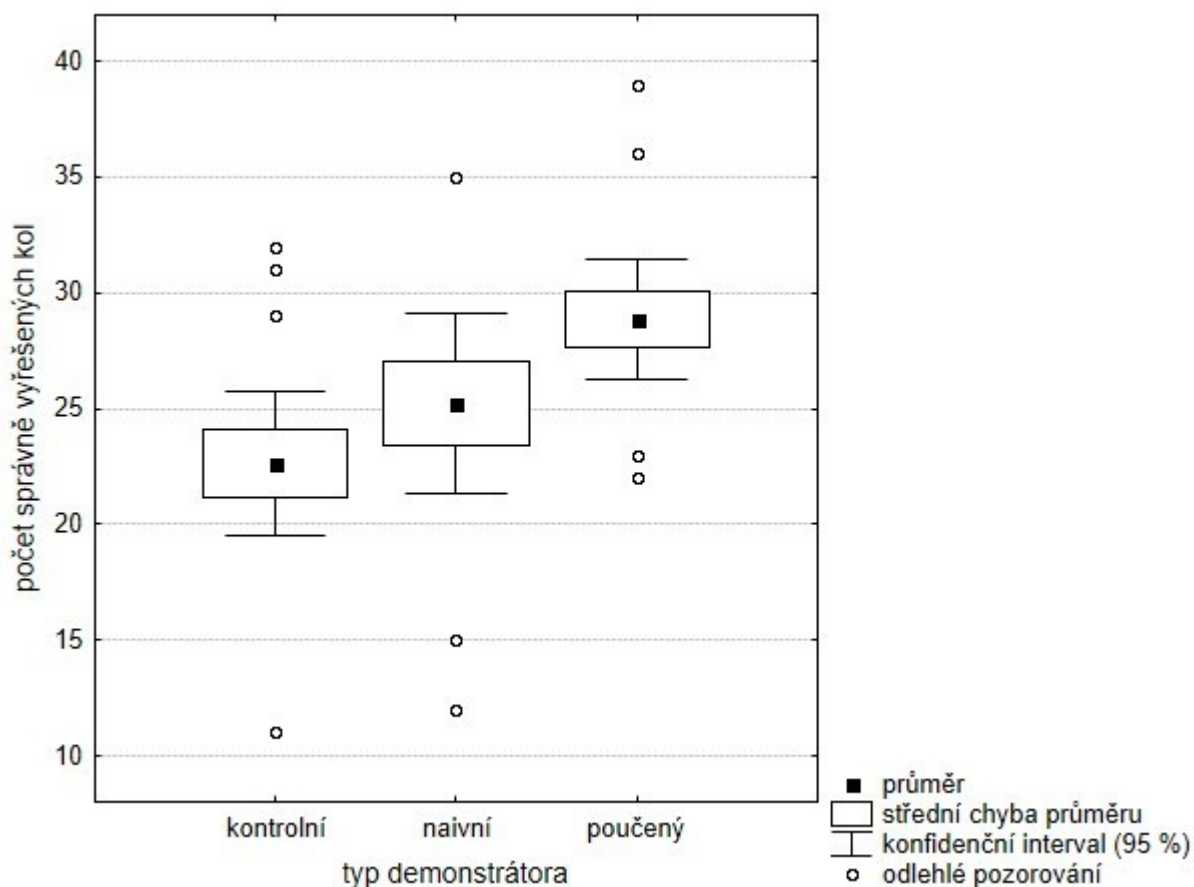
Graf 9 Vliv barvy pozitivní kořisti na počet úspěšně vyřešených kol během prvních 20 kol diskriminačního učení

Na úspěšnost dospělých ptáků v druhých 20 kolech neměl vliv žádný z testovaných faktorů (vícefaktorová ANOVA: $N = 46$; věk: $F = 1,615$; $p = 0,2112$; pohlaví: $F = 0,112$; $p = 0,7401$; typ demonstrátora: $F = 1,469$; $p = 0,2424$; barva S+: $F = 0,006$; $p = 0,9412$), viz graf 10.



Graf 10 Vliv typu demonstrátora na úspěšnost prvních a druhých 20 kol u dospělých ptáků. V grafu jsou znázorněny průměry, střední chyby průměrů, konfidenční intervaly (95 %) a odlehlá pozorování.

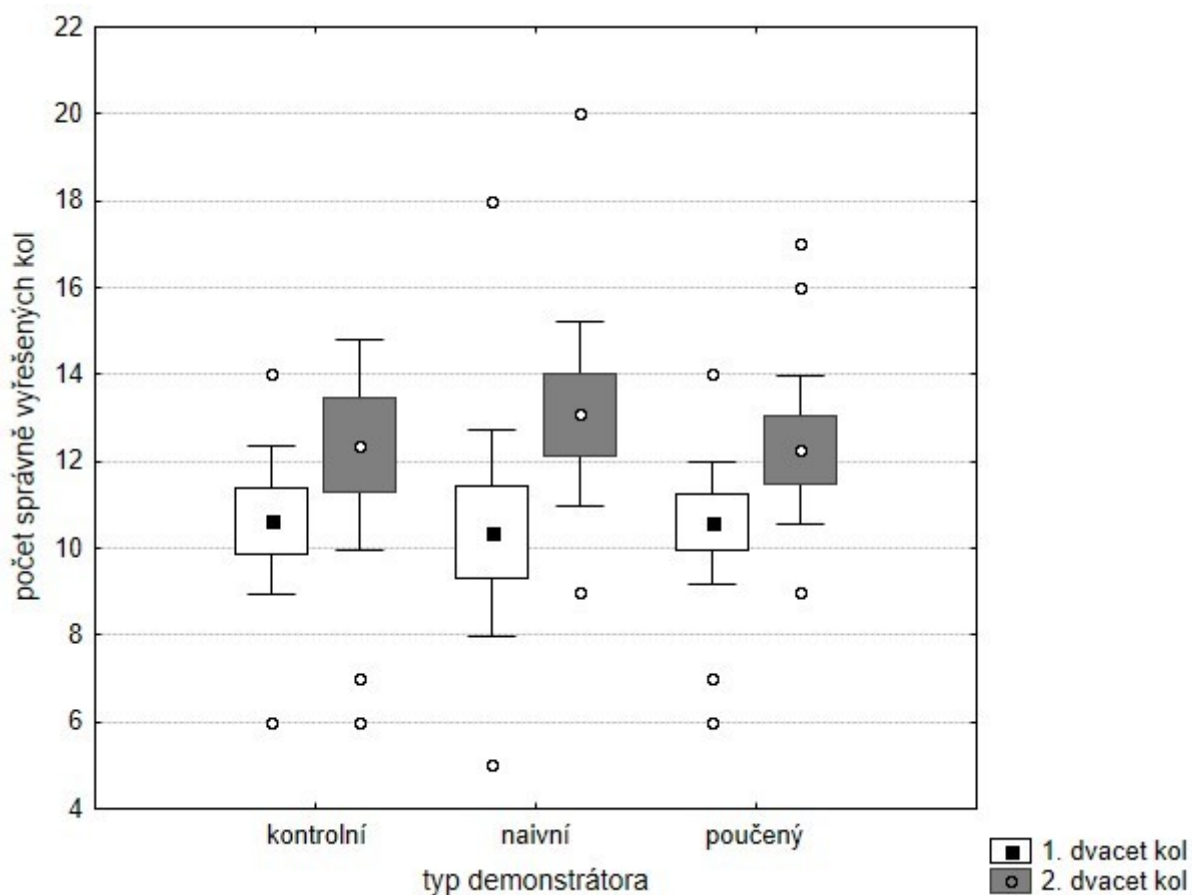
Na celkový počet úspěšných kol diskriminačního učení měl u dospělých ptáků signifikantní vliv pouze typ demonstrátora (vícefaktorová ANOVA: $N = 46$; $F = 4,811$, $p = 0,0134$). U ostatních testovaných faktorů vliv prokázán nebyl (vícefaktorová anova: $N = 46$; věk: $F = 1,440$; $p = 0,2372$; pohlaví: $F = 0,015$; $p = 0,9023$; barva S+: $F = 0,579$; $p = 0,4513$). Typ demonstrátora měl na celkový počet úspěšně vyřešených kol vliv, proto bylo zjišťováno, jak se od sebe liší jednotlivé experimentální skupiny. V tomto případě se průkazně lišila pouze skupina s poučeným demonstrátorem od kontrolní skupiny (post hoc Fisher LSD test: $p = 0,0044$). Odlišnost od skupiny s naivním demonstrátorem nebyla prokázána (post hoc Fisher test: $p = 0,0949$). Nebyla prokázána ani odlišnost skupiny s naivním demonstrátorem od kontrolní skupiny (post hoc Fisher LSD test: $p = 0,2335$), viz graf 11.



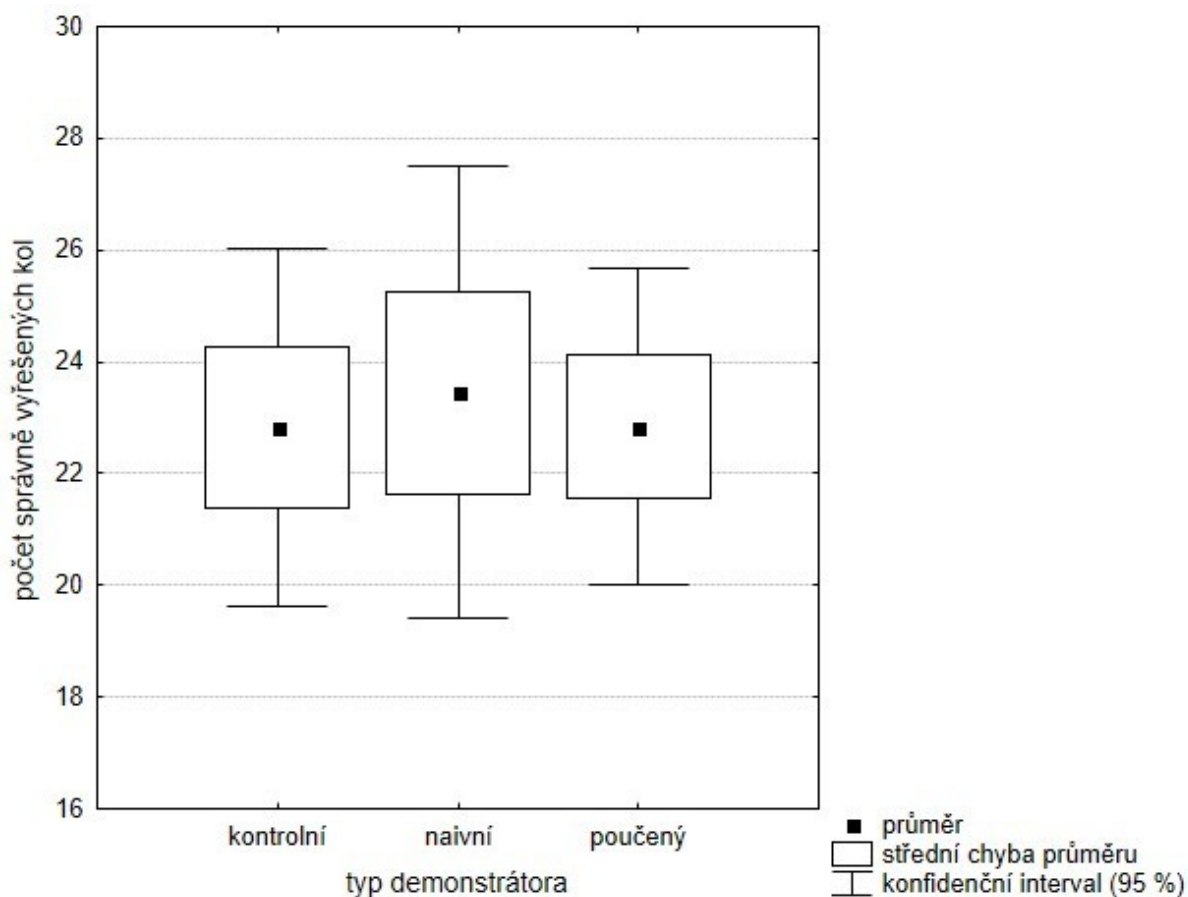
Graf 11 vliv typu demonstrátora na celkový počet správně vyřešených kol v diskriminačním učení u dospělých ptáků

Ptáčata

U ptáčat nemá demonstrátor ani barva pozitivní kořisti vliv na počet úspěšných kol v prvních 20 kolech (vícefaktorová ANOVA: $N = 34$; demonstrátor: $F = 0,056$; $p = 0,9461$; barva S+: $F = 1,975$; $p = 0,1702$). Stejně tak nebyl prokázán vliv demonstrátora ani barvy pozitivní kořisti na počet úspěšných kol ve druhých 20 kolech (vícefaktorová ANOVA: $N = 34$; demonstrátor: $F = 0,234$; $p = 0,7931$; barva S+: $F = 0,112$, $p = 0,7317$), viz graf 12. Tyto faktory neměly vliv ani na celkový počet úspěšně vyřešených kol (vícefaktorová ANOVA: $N = 34$; demonstrátor: $F = 0,092$; $p = 0,9123$; barva S+: $F = 1,157$; $p = 0,2908$), viz graf 13.



Graf 12 Vliv typu demonstrátora na počet správně vyřešených kol v prvních a druhých 20 kolech diskriminačního učení u ptáčat. V grafu jsou znázorněny průměry, střední chyby průměrů, konfidenční intervaly (95 %) a odlehlá pozorování.



Graf 13 Vliv typu demonstrátora na celkový počet správně vyřešených kol během diskriminačního učení u ptáčat

5.3.4. Vliv intenzity jednotlivých averzivních reakcí naivního demonstrátora na učení pozorovatele

Jediný parametr úspěšnosti diskriminačního učení byl prokazatelně ovlivněn intenzitou averzivní reakce demonstrátora. Byl jím počet úspěšně vyřešených kol v posledních 10 kolech učení. Reakcí demonstrátora, která ho ovlivnila, byl celkový čas otřepávání se (Spearmanův korelační koeficient: 0,418; $p < 0,05$). Na úspěšnost v prvních 20 kolech ani na dosažení kritéria 5 vliv to, jak moc se demonstrátor otřepával, nemělo (Spearmanův korelační koeficient: hodnota pro posledních 20 kol: -0,047; $p > 0,05$, hodnota pro kritérium 5: -0,144; $p > 0,05$). Nebyl prokázán vliv demonstrátorova celkového času čištění zobáku na učení pozorovatele (Spearmanův korelační koeficient: hodnota pro prvních 20 kol: -0,018; $p > 0,05$, hodnota pro posledních 10 kol: 0,159; $p > 0,05$).

Vliv demonstrátorova otřepávání se na úspěšnost v posledních 10 kolech učení, byl ještě zjišťován u dospělých ptáků a ptáčat zvlášť. U dospělců byl tento vliv prokázán (Spearmanův korelační koeficient: 0,610, $p < 0,05$), u ptáčat ne (Spearmanův korelační koeficient: 0,213, $p > 0,05$).

5.3.5. Vliv různých faktorů na dosažení diskriminačního kritéria 5

Na dosažení kritéria úspěšně vyřešených pěti po sobě následujících kol (dále jako kritérium 5) vliv z testovaných faktorů pouze typ demonstrátora (vícefaktorová ANOVA: $N = 46$; $F = 3,621$; $p = 0,0359$). Věk, pohlaví ani barva pozitivní kořisti vliv neměly (vícefaktorová ANOVA: $N = 46$; věk: $F = 1,204$; $p = 0,2791$; pohlaví: $F = 0,588$; $p = 0,4476$; S+: $F = 2,146$; $p = 0,1508$). Skupina s poučeným demonstrátorem se prokazatelně lišila od kontrolní skupiny (post hoc Fisher LSD test: $p = 0,0123$). Nebyla prokázána odlišnost skupiny s naivním demonstrátorem od ostatních skupin (post hoc Fisher LSD test: p pro kontrolní skupinu = 0,1502; p pro skupinu s poučeným demonstrátorem = 0,2920).

U ptáčat nebyl na dosažení kritéria 5 prokázán vliv typu demonstrátora (vícefaktorová ANOVA: $N = 34$; $F = 0,501$; $p = 0,6107$) ani barvy pozitivní kořisti (vícefaktorová ANOVA: $N = 34$; $p = 0,5663$).

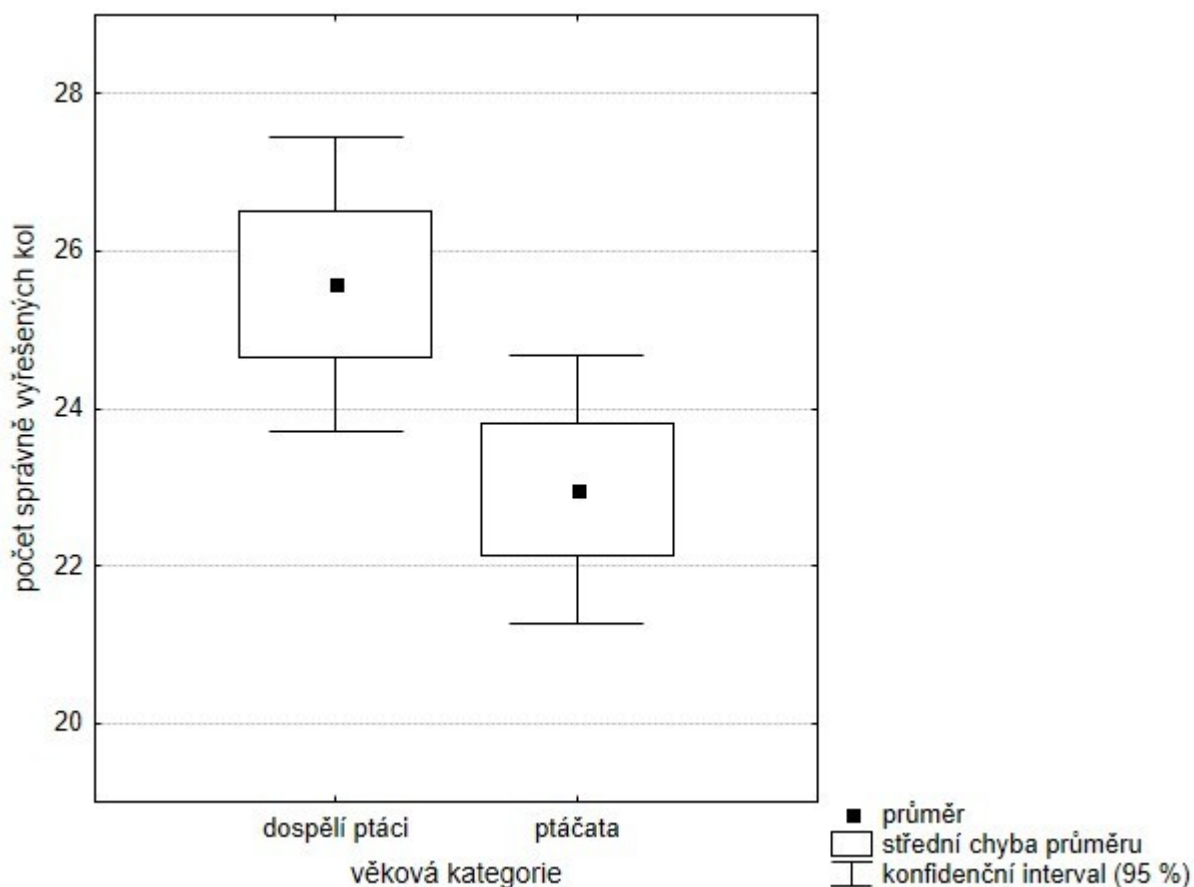
5.3.6. Konzumování negativní kořisti

Zjišťovali jsme, zda mají některé faktory vliv na to, kolikrát během učení se pták pokusit konzumovat negativní kořist, bez ohledu na pořadí, ve kterém s variantami kořisti manipuloval. Z testovaných faktorů měla u dospělých ptáků vliv pouze barva kořisti (vícefaktorová ANOVA: $N = 46$; $F = 4,639$; $p = 0,0373$). Pokud byla negativní kořist zelená, pokoušeli se ji ptáci konzumovat víc. Věk, pohlaví ani typ demonstrátora neměli na konzumování negativní kořisti vliv (vícefaktorová ANOVA: $N = 46$; věk: $F = 0,076$; $p = 0,7840$; pohlaví: $F = 1,283$; $p = 0,2641$; typ demonstrátora: $F = 0,965$; $p = 0,3898$).

U ptáčat nebyl prokázán ani vliv typu demonstrátora (vícefaktorová ANOVA: $N = 34$; $F = 0,327$; $p = 0,6495$) ani barvy pozitivní kořisti (vícefaktorová ANOVA: $N = 34$; $F = 0,404$; $p = 0,5299$) na konzumaci negativní kořisti.

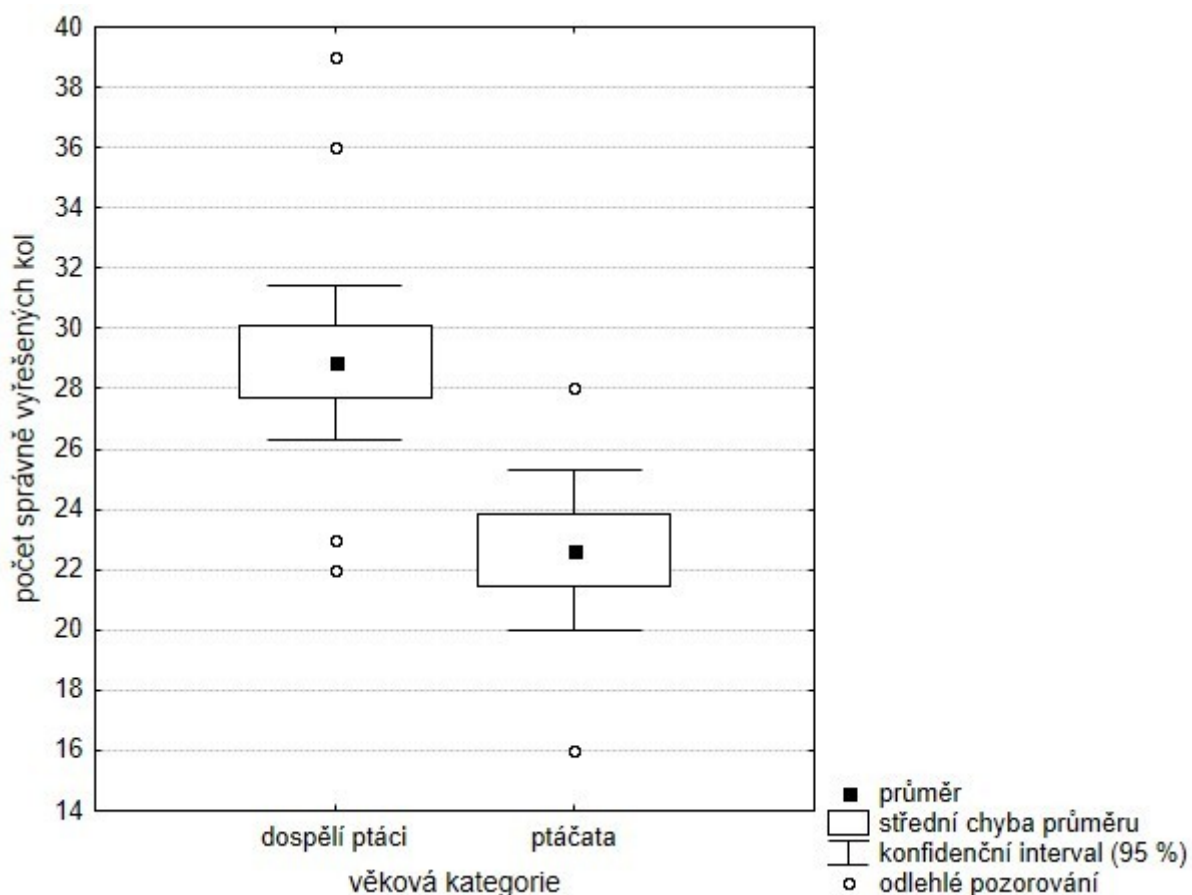
5.3.7. Vliv věkové kategorie na úspěšnost diskriminačního učení

Dospělí ptáci měli vyšší celkový počet úspěšně vyřešených kol při diskriminačním učení než ptáčata (jednofaktorová ANOVA: $N = 80$; $F = 4,071$; $p = 0,0471$), viz graf 14.



Graf 14 Vliv věkové kategorie na celkový počet správně vyřešených kol v diskriminačním učení

Vliv věkové kategorie byl hodnocen i v rámci experimentálních skupin. V kontrolní skupině jsou dospělí ptáci stejně úspěšní jako ptáčata (jednofaktorová ANOVA: $N = 27$; $F = 0,008$; $p = 0,9290$). Dospělí a ptáčata se neliší ani ve skupině s naivním demonstrátorem (jednofaktorová ANOVA: $N = 25$; $F = 0,461$; $p = 0,5038$). Signifikantně úspěšnější jsou dospělí ptáci než ptáčata ve skupině s poučeným demonstrátorem (jednofaktorová ANOVA: $N = 28$; $F = 12,669$; $p = 0,0015$), viz graf 15.



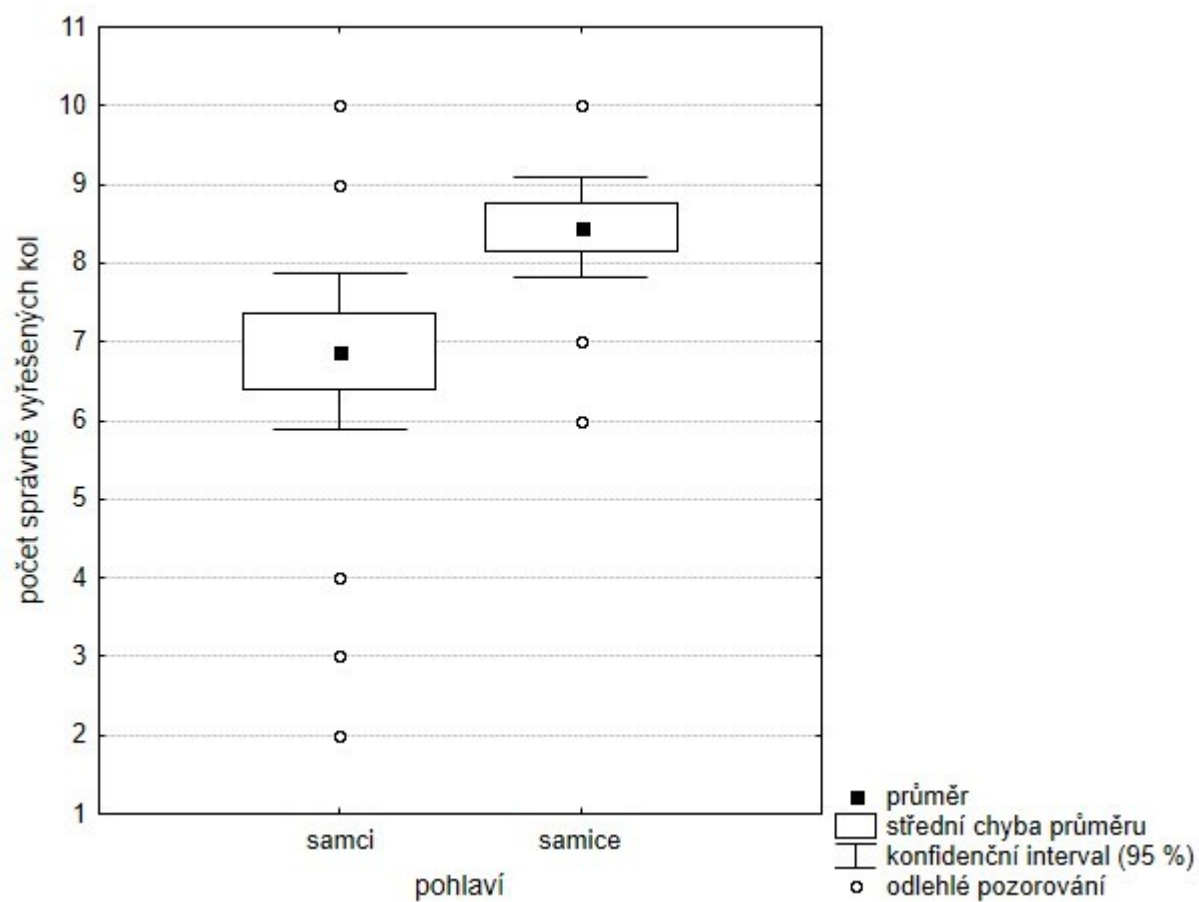
Graf 15 Vliv věkové kategorie na celkový počet správně vyřešených kol během diskriminačního učení u skupiny s poučeným demonstrátorem

5.4. Paměťový test

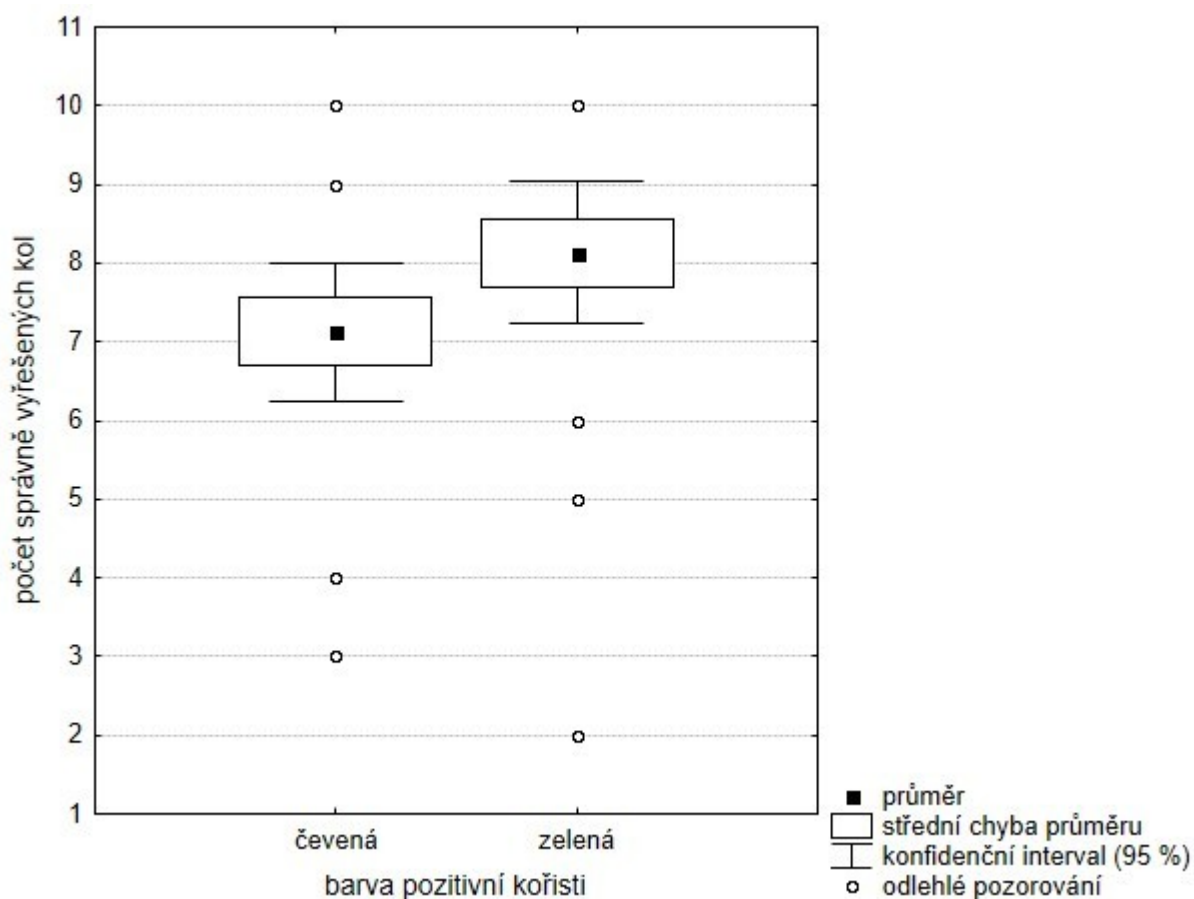
5.4.1. Vliv různých faktorů na počet úspěšně vyřešených kol paměťového testu

Dospělí ptáci

Na počet správně vyřešených kol v paměťovém testu mělo signifikantní vliv pohlaví (vícefaktorová ANOVA: $N = 46$; $F = 7,848$; $p = 0,0078$), samice byly úspěšnější, viz graf 16. Dalším faktorem, který měl vliv na úspěšnost v paměťovém testu, byla barva pozitivní kořisti (vícefaktorová ANOVA: $N = 46$; $F = 4,798$; $p = 0,0344$). Pokud byla pozitivní kořist zelená, byli ptáci úspěšnější, viz graf 17. Věk ani typ demonstrátora na úspěšnost v paměťovém testu neměly vliv (vícefaktorová ANOVA: $N = 46$; věk: $F = 2,795$; $p = 0,1024$, typ demonstrátora: $F = 0,043$; $p = 0,9580$).



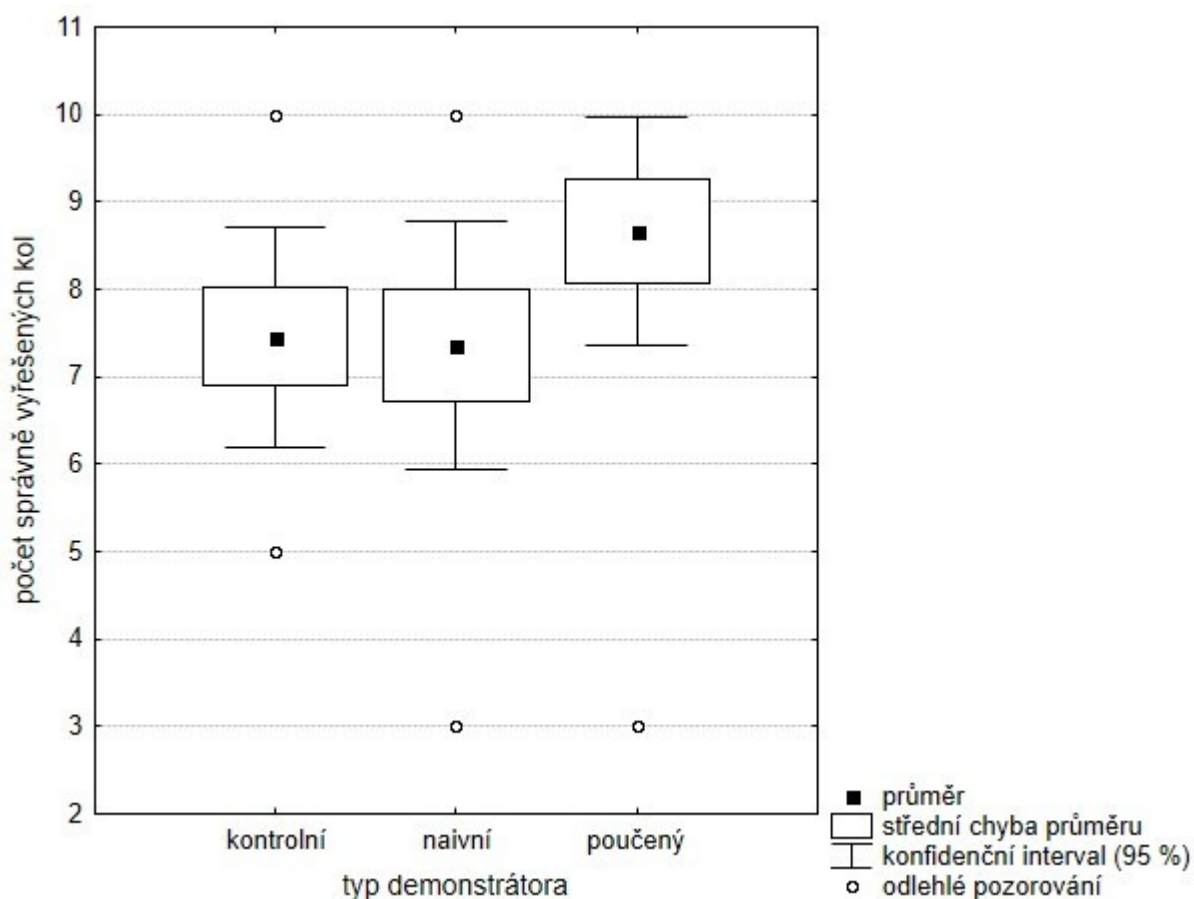
Graf 16 Vliv pohlaví na počet správně vyřešených kol v paměťovém testu u dospělých ptáků



Graf 17 Vliv barvy pozitivní kořisti na počet správně vyřešených kol v paměťovém testu u dospělých ptáků

Ptáčata

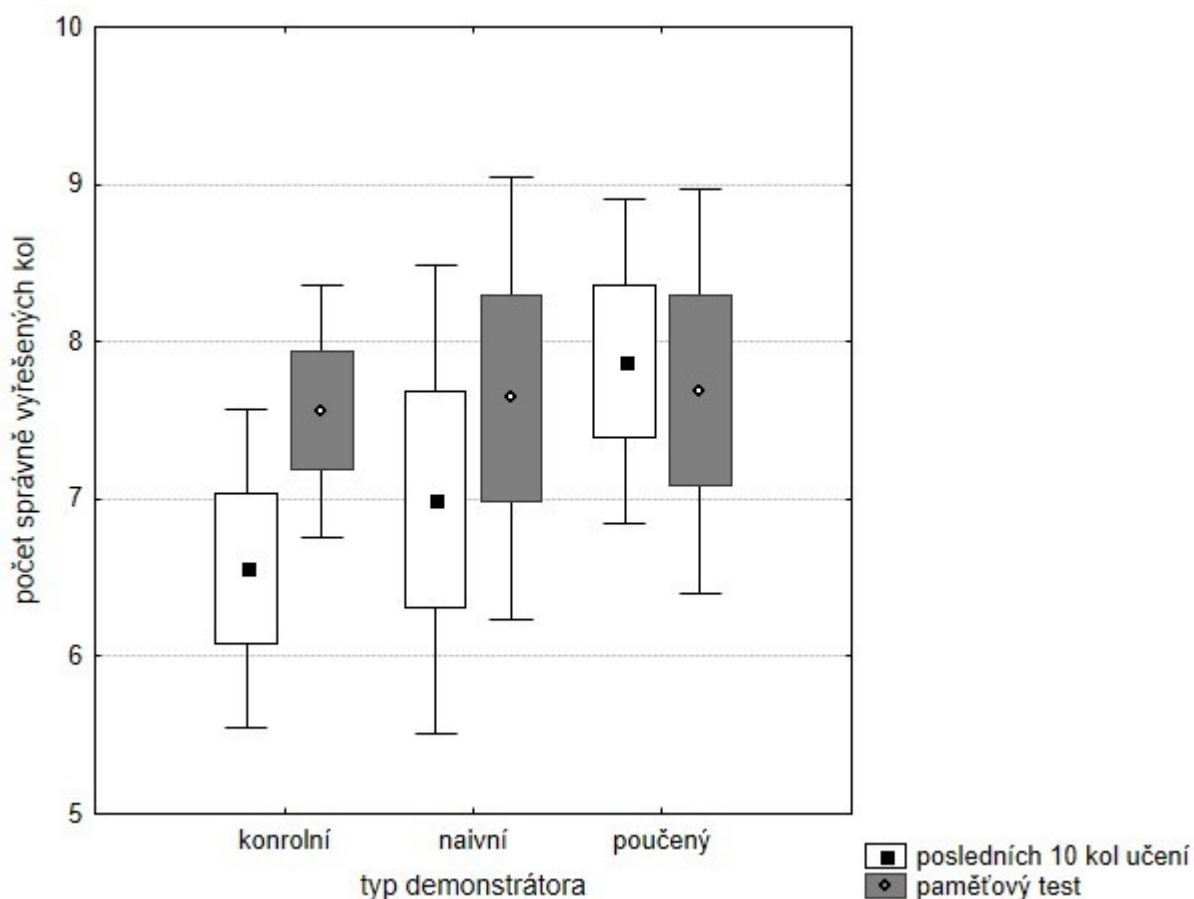
U ptáčat nebyl prokázán vliv typu demonstrátora ani barvy pozitivní kořisti na počet úspěšně vyřešených kol v paměťovém testu (vícefaktorová ANOVA: $N = 34$; typ demonstrátora: $F = 1,466$; $p = 0,2468$; barva S+: $F = 0,0002$; $p = 0,9879$, viz graf 18.



Graf 18 Vliv typu demonstrátora na počet správně vyřešených kol v paměťovém testu u ptáčat.

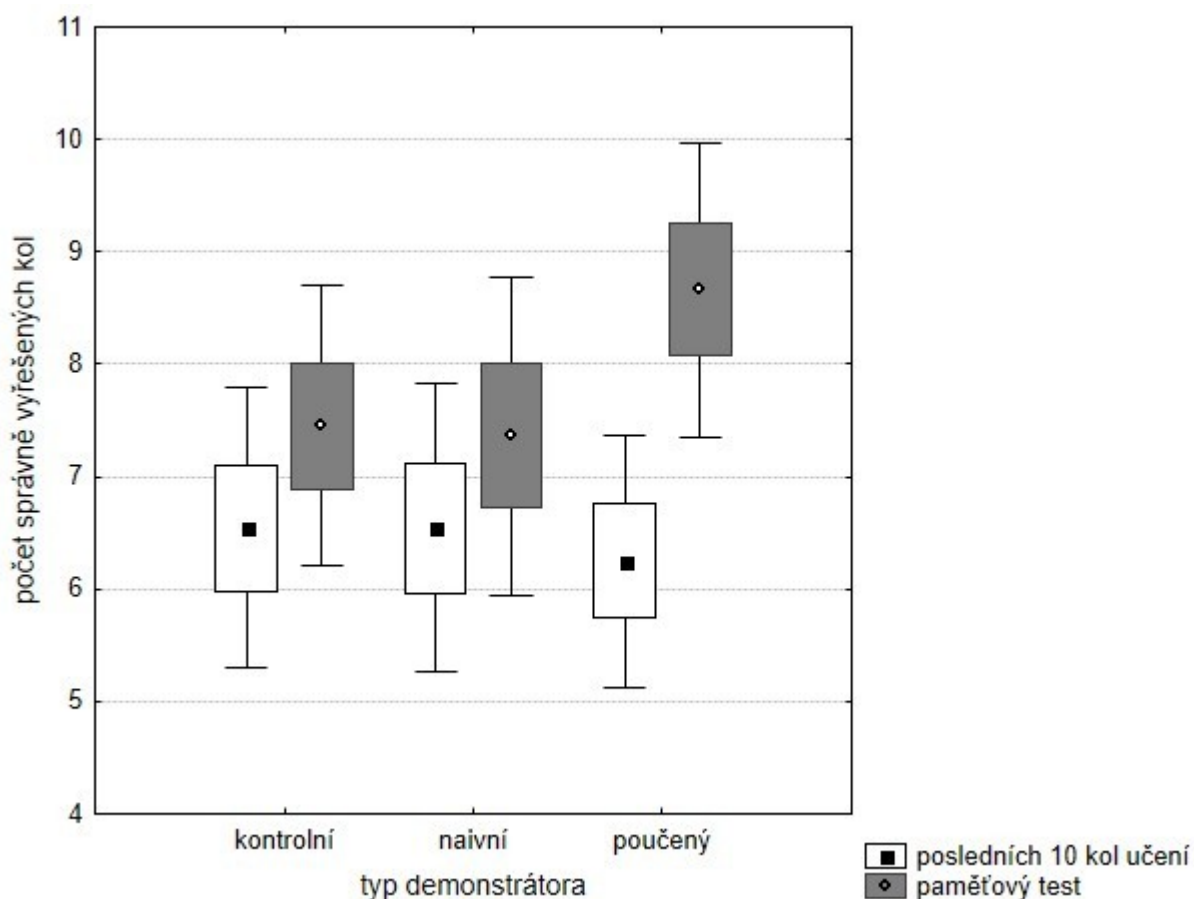
5.4.2. Srovnání úspěšnosti v posledních 10 kolech učení s úspěšností paměťového testu

U dospělých se průkazně lišila úspěšnost posledních 10 kol diskriminačního učení a úspěšnost 10 kol paměťového testu pouze u kontrolní skupiny (párový t- test: $N = 16$; $t = -2,191$; $p = 0,0447$). Ptáci z této skupiny byli v paměťovém testu úspěšnější než předchozí den v posledních 10 kolech učení, viz graf 19. U skupin s demonstrátory nebyl prokázán rozdíl (párový t-test: naivní demonstrátor: $N = 14$; $t = -0,692$; $p = 0,5013$; poučený demonstrátor: $t = 0,265$; $p = 0,7949$).



Graf 19 Srovnání počtů správně vyřešených kol v posledních 10 kolech učení a v paměťovém testu u dospělých ptáků. V grafu jsou znázorněny průměry, střední chyby průměrů, konfidenční intervaly (95 %) a odlehlá pozorování.

U ptácat se liší úspěšnost posledních 10 kol diskriminačního učení od úspěšnosti v paměťovém testu pouze u skupiny s poučeným demonstrátorem (párový t-test: $N = 12$; $t = -3,087$; $p = 0,0104$). Ptáčata z této skupiny byla v paměti úspěšnější, viz graf 20. U kontrolní skupiny a skupiny s naivním demonstrátorem rozdíl nebyl prokázán (párový t-test: kontrolní skupina: $N = 11$; $t = -1,66206$; $p = 0,1275$, naivní demonstrátor: $N = 11$; $t = -0,974$; $p = 0,3531$).



Graf 20 Srovnání počtů správně vyřešených kol v posledních 10 kolech učení a v paměťovém testu u ptáčat. V grafu jsou znázorněny průměry, střední chyby průměrů, konfidenční intervaly (95 %) a odlehlá pozorování.

5.4.3. Srovnání úspěšností v paměťovém testu dospělých ptáků s ptáčaty

V žádné z experimentálních skupin nebyl prokázán rozdíl v počtu správně vyřešených kolech paměťového testu mezi dospělými ptáky a ptáčaty (jednofaktorová ANOVA: kontrolní skupina: $N = 27$, $F = 0,028$, $p = 0,8693$, naivní demonstrátor: $N = 25$, $F = 0,091$, $p = 0,7660$, poučený demonstrátor: $N = 28$, $F = 1,275$, $p = 0,2692$).

6. Diskuze

Aposematismus je jedním ze způsobů, kterými se může chránit kořist před predátory. Ti se ale nejdříve musí naučit aposematickou kořist odmítat. Averzivní učení v souvislosti s aposematickou kořistí u ptačích predátorů je poměrně hojně studované téma. Studovaný byl například vliv barvy, velikosti a vzoru kořisti (Ruxton et al. 2004, Sillén-Tullberg, 1985, Roper 1990) nebo generalizace mezi různými typy kořisti (např. Gamberale-Stille a Guilford 2003, Mappes et al. 2005). Experimentů věnujících se vlivu sociálního učení při vytváření averze vůči aposematické kořisti bylo ale provedeno málo. Porovnání prací zabývajících se tímto tématem je poměrně obtížné z důvodu, že se v jednotlivých pracích liší typ reakce, kterou demonstrátoři v experimentu předvádějí, a odlišné jsou i způsoby testování přenosu averze. Někteří demonstrátoři, stejně jako v této práci, předvádějí averzivní reakce při pokusu konzumovat nejedlou kořist (Johnston et al. 1998, Thorogood et al. 2018). Někteří ale konzumují jedlou kořist a následně jim je aplikovaná chemická látka způsobující nevolnost (Mason a Reidinger 1982, Mason et al. 1984). Třetí typ demonstrátora nepředvádí averzivní reakce ani nevolnost, ale neochotu manipulovat s nejedlou kořistí (Landová et al. 2017, Sherwin et al. 2002). Experimenty liší i v tom, zda testují iniciální reakci pozorovatele a její ovlivnění chováním demonstrátora, nebo testují vliv chování demonstrátora na následné individuální averzivní učení pozorovatele. V prvním případě demonstrátor konzumuje nejedlou kořist, ale pro pozorovatele je tato kořist už jedlá, proto lze hodnotit jen to, zda byla averze předána a jestli měla vliv na potravní preferenci (Mason a Reidinger 1982, Fryday a Greig-Smith 1994, Hämäläinen et al. 2017, Sherwin et al. 2002). Ve druhém případě, kam spadá i tato práce, může s nejedlou kořistí manipulovat jak demonstrátor, tak následně i pozorovatel při individuálním učení (Thorogood et al. 2018, Landová et al. 2017). Při tomto přístupu se pak dá hodnotit i průběh individuálního učení.

6.1. Vliv sociálního učení na jednotlivé aspekty diskriminačního učení

Sociální informace může ovlivnit chování pozorovatele různým způsobem, mohl by se kořisti úplně vyhybat, déle váhat, nebo se rychleji učit, případně si averzi lépe pamatovat. Jedním z aspektů diskriminačního učení, u kterého jsme zkoumali vliv sociálního učení, byla latence k manipulaci s negativní kořistí. Tu sledování demonstrátora ovlivnilo pouze u dospělých ptáků a demonstrátorem, který měl vliv, byl pouze ten poučený. Latenci ovlivnil tak, že byla delší než u ostatních skupin. Sledování demonstrátora, který s negativní kořistí vůbec nemanipuluje, nezpůsobilo to, že by s ní pozorovatelé také nemanipulovali, ale déle váhali, než se k manipulaci s touto kořistí odhodlali. Latenci zkoumali i Thorogood et al.

(2018), ti ale testovali latenci k prvnímu výběru potravy. Sýkory, které sledovaly demonstrátora, si vybíraly první potravu rychleji a jejich volba byla častěji správná, než tomu tak bylo u sýkor, které demonstrátora nesledovaly. Hämäläinen et al. (2017) také testovali latenci k prvnímu výběru potravy. Zde byla průkazná souvislost správné volby s kratší latencí. Latenci testovali i Sherwin et al. (2002), a to u dospělých kurů domácích (*Gallus g. domesticus*), demonstrátor na ni neměl vliv.

Dalším aspektem averzivního učení, které sociální informace ovlivnila, byl jeho průběh. Zatímco u ptáčat docházelo k postupnému zvyšování úspěšnosti pouze u skupin s demonstrátory, u dospělých ptáků se postupně zvyšovala úspěšnost bez ohledu na to, zda sledovali demonstrátora či ne. Podobně i výsledky práce Thorogood et al. (2018) ukazují, že dospělé sýkory koňadry ze skupiny s demonstrátorem i v kontrolní skupině se postupně zlepšovaly v averzivním učení.

Srovnávali jsme vliv sociálního učení na jednotlivé fáze averzivního učení. U dospělých ptáků mělo sledování demonstrátora vliv na úspěšnost prvních 20 kol diskriminačního učení. Pokud byl demonstrátor poučený, pozorovatel byl v prvních 20 kolech úspěšnější. Na úspěšnost ve druhých 20 kolech už ale sociální učení vliv nemělo. Díky tomu, že byli ptáci v první polovině učení úspěšnější, měli i celkový počet úspěšných kol vyšší. U dospělých ptáků tedy z našich výsledků vyplývá, že sledování poučeného demonstrátora může ptákům dát výhodu v počátku diskriminačního učení a později se jim ptáci z ostatních skupin vyrovnají.

U ptáčat nemělo sociální učení vliv na úspěšnost v prvních ani ve druhých 20 kolech, nemělo vliv ani na celkovou úspěšnost. I když v úspěšnosti nevyšel mezi experimentálními skupinami rozdíl, nějaký efekt sociální informace, by u nich mohl být. Byl prokázán vliv na průběh učení, kdy se ptáčata s demonstrátory v průběhu učení, na rozdíl od kontrolní skupiny, zlepšovala. Počet ptáčat byl poměrně malý, pro jednoznačnější závěry je třeba jich otestovat více.

Dalším zkoumaným kritériem úspěšnosti averzivního učení bylo diskriminační kritérium. Toho bylo dosaženo, pokud testovaný pták úspěšně vyřešil pět po sobě následujících kol. Na dosažení diskriminačního kritéria měl u dospělých ptáků opět vliv jen poučený demonstrátor. Ptáci, kteří ho sledovali, dosáhli tohoto kritéria rychleji než ptáci z kontrolní skupiny. Tyto výsledky souhlasí s tím, že tito ptáci byli na počátku učení úspěšnější. Ptáci ze skupiny s naivním demonstrátorem se nelišili ani od kontrolní skupiny ani od ptáků ze skupiny s poučeným demonstrátorem. U ptáčat neměl na rychlost dosažení tohoto

kritéria demonstrátor vliv. Podobné kritérium si stanovili i v práci Landová et al. (2017). Jejich design experimentu se od našeho lišil mimo jiné tím, že ptákům nenabízeli obě kořisti zároveň. Střídali kola s jedlou a kola s nejedlou kořistí, přičemž k dosažení kritéria úspěšného naučení se averze musel testovaný pták odmítnout tři nabízené nejedlé kořisti za sebou. Na rychlost dosažení tohoto kritéria mělo pozitivní vliv sledování poučeného demonstrátora (viz níže).

6.2. Vliv sociálního učení na úspěšnost v paměťovém testu

Zajímalo nás, zda má sociální učení vliv na to, jestli si ptáci averzi pamatují druhý den. U dospělých ptáků se v úspěšnosti paměťového testu experimentální skupiny nelišily. U ptáčat nebyl rozdíl v úspěšnosti prokázán, ale zaznamenali jsme trend, spočívající v tom, že, skupina s poučeným demonstrátorem má tendenci být úspěšnější než ostatní skupiny. Navíc u této skupiny jako u jediné došlo ke zvýšení úspěšnosti mezi závěrečnou fází diskriminačního učení a paměťovým testem. Skupiny ptáčat jsou poměrně malé, v budoucnu se budou muset otestovat další ptáčata, aby se tento trend potvrdil nebo vyvrátil. V práci Landové et al. (2017) se ale vliv sociální informace na zapamatování si averze neprokázal.

6.3. Vliv různých typů demonstrátorů

Demonstrátoři mohou být různého typu. Mohou se lišit například věkem. V našem experimentu jsme měli demonstrátory ze stejné věkové kategorie jako testované jedince (dospělé u dospělých ptáků a ptáčata u ptáčat). V ostatních pracích zabývajících se tímto tématem to měli stejně, až na práci Landové et al. (2017), kde testovali ptáčata, ale demonstrátorem byla dospělá samice. To, že byl demonstrátorem dospělý jedinec, může hrát velkou roli. Pro ptáčata může mít odlišný vliv chování rodiče a chování sourozenců. Je překvapivé, že u ptáčat nebyl prokázán ani vliv naivního demonstrátora, který by se dal předpokládat z toho, že jistě mají v přírodě zkušenost se svými naivními sourozenci.

Demonstrátoři se můžou lišit i typem předváděné reakce. Ve většině prací zkoumali vliv naivního demonstrátora, který předváděl averzivní reakce (Johnston et al. 1998, Fryday a Smith 1993, Thorogood et al. 2018), jako je otřepávání se či čištění zobáku. V práci Landové et al. (2017), byl demonstrátor poučený a vůbec s nejedlou kořistí nemanipuloval. Vliv poučeného demonstrátora byl zkoumán i v práci Sherwina et al. (2002), kde mělo sledování chování právě tohoto typu demonstrátora, na rozdíl od sledování demonstrátora předvádějícího averzivní reakce, vliv na to, kolik potravy dané barvy testovaná slepice zkonsumovala. Pokud slepice sledovala demonstrátora odmítajícího nejedlou potravu,

zkonzumovala menší množství potravy stejné barvy, než když sledovala demonstrátora, který tuto barvu pojídal.

V naší práci jsme měli oba tyto typy demonstrátorů a mohli jsme tudíž porovnat, zda se jejich vliv liší.

6.3.1. Vliv naivního demonstrátora

V našem experimentu se skupina s naivním demonstrátorem u dospělých ptáků ve většině parametrů učení signifikantně neliší ani od jedné z ostatních skupin. Je tedy složité hodnotit, jaký vliv má sledování jiného jedince, jenž předvádí averzivní reakce. Nabízí se vysvětlení, že na rozdíl od poučených demonstrátorů, se naivní demonstrátoři mezi sebou výrazněji lišili v předváděném chování. Proto jsme testovali, zda má demonstrátorova intenzita averzivních reakcí vliv na úspěšnost diskriminačního učení pozorovatele. Bylo zjištěno, že má vliv na úspěšnost v posledních 10 kolech. Čím více se demonstrátor otřepával, tím úspěšnější byl pozorovatel na konci diskriminačního učení. Pomocí s minimalizací variability chování demonstrátorů může nahrazení živých demonstrátorů videozáznamem. To použili Thorogood (2018) a Hämäläinen (2017). Měli sice také více demonstrátorů, jejichž intenzita averzivních reakcí se lišila, ale videa sestříhali tak, aby vždy ukazovala žádoucí chování.

Dalším faktorem, který mohl ovlivnit předání sociální informace, bylo to, že si možná ne všichni pozorovatelé spojili averzivní reakce s danou barevnou variantou kořisti. V našem experimentu si pták musel pouze odlepit larvu od papírku, což mu nemuselo zabrat mnoho času a averzivní reakce pak často předváděl, až když papírek odhodil a manipuloval pouze s larvou. Někteří pozorovatelé pak mohli začít dávat pozor, až když demonstrátor předváděl averzivní reakce. Potom by si nemuseli všimnout, že demonstrátor předvádí reakce na danou barevnou variantu kořisti. Případně demonstrátor mohl manipulovat s oběma variantami rychle po sobě či opakovaně a i to mohlo pozorovateli ztížit vytvoření asociace. V našem experimentu měl ale pozorovatel zároveň více času na správné pochopení sociální informace, demonstrátor dané chování předváděl opakovaně v deseti kolech, zatímco ve většině prací jen jednou.

Thorogood et al. (2018) také používali papírovou kořist, byla jí ale papírová kapsa. Potravu v ní měli zalepenou a pták s ní musel více manipulovat. Alternativa k jednotlivým variantám potravy je použití různě barevných krmítek. Jsou nápadnější a pro pozorovatele může být zřetelnější, že demonstrátorovo chování může reagovat na krmení se z daného krmítka. Barevné nádoby použili ve svém experimentu např. Hämäläinen et al. (2017).

To, proč není jasný vliv naivního demonstrátora, může být zapříčiněno obtížností úlohy nebo nejednoznačností a variabilitou dostupné sociální informace. Může to ale být i tak, že schopnost, případně ochota interpretovat sociální informaci získanou od naivního demonstrátora se liší mezi testovanými jedinci. To by bylo v souladu s tím, co zjistili Hämäläinen et al (2017) u sýkor modřinek, kdy pouze někteří jedinci dokázali sociální informaci interpretovat správně.

6.3.2. Vliv poučeného demonstrátora

Z výsledku našeho experimentu je tedy zřejmý hlavně vliv poučeného demonstrátora, a to u dospělých ptáků. Poučení demonstrátoři předváděli nejspíš jednoznačnější reakci s menší variabilitou mezi jednotlivými demonstracemi. U pozorovatelů ovlivňovali latenci k první manipulaci s negativní kořistí, úspěšnost v prvních 20 kolech, celkovou úspěšnost diskriminačního učení a rychlost dosažení diskriminačního kritéria po sobě následujících správně vyřešených kol.

Experimenty zkoumající vliv sociálního učení na naučení averzí, většinou zkoumají vliv naivních demonstrátorů (Mason a Reidinger 1982, Thorogood 2018). Vlivem poučeného demonstrátora se zabývali Sherwin et al. (2002) u dospělých kurů domácích a Landová (2017) u juvenilních sýkor koňader.

Z jejich i z naší práce vyplývá, že sledování poučeného demonstrátora urychluje averzivní učení. Ani v jednom případě nevedla sociální informace k úplnému odmítání kořisti, v našem případě ale ptáci více váhali, než s nechutnou kořistí manipulovali. S Landovou et al. (2017) se naše výsledky shodují v urychlení averzivního učení, u Landové et al. (2017) ptáčka rychleji dosáhla kritéria naučení (tři následující kola nemanipulovala s plošticí), u nás byl oproti kontrolní skupině rozdíl v počátečních fázích učení. V obou případech to ale individuální zkušenost kontrolní skupiny postupně vyrovnala, u nás již během učení, u Landové et al. (2017) další den v paměťovém testu.

Může být namítáno, že kromě předání averze mohlo v případě poučeného demonstrátora hrát roli i předání preference pro potravu, kterou pojídal. Předání preference popsali např. Sherwin et al. (2002) u kura domácího. Ptáci preferovali tu potravu, kterou viděli pojídat demonstrátora. V naší práci měli ale testovaní ptáci předchozí pozitivní zkušenost s oběma variantami kořisti. Všichni ptáci konzumovali obě varianty během preferenčního testu. Proto když sledovali demonstrátora, věnovali pozornost i té kořisti, se kterou demonstrátor nemanipuloval. Pokud by šlo o předání preference, stačilo by, aby demonstrátor konzumoval obě kořisti a preferoval pozitivní. Navíc kdyby pozorovatelé

kopírovali demonstrátorovy preference, dělali by to už od začátku. Z našich výsledků ale vyplývá, že sledování demonstrátora nemělo vliv na úspěšnost v prvních pěti kolech, jejich úspěšnost se liší až ve druhé pětici kol.

6.4. Rozdíl mezi ptáčky a dospělými ptáky

Vliv sociálního učení při vytváření averze se v našem experimentu lišil u dospělých a u ptáčat. U ptáčat měl demonstrátor vliv na to, jestli se v průběhu učení zlepšovala. Kontrolní skupina nevykazovala postupné zlepšování, obě skupiny s demonstrátory ano. Poučený demonstrátor měl vliv i na to, zda se liší úspěšnost posledních 10 kol diskriminačního učení od úspěšnosti v paměťovém testu. Skupina s poučeným demonstrátorem se zlepšila. Sice nebyl prokázán rozdíl mezi skupinami v úspěšnosti diskriminačního učení ani v paměťovém testu, skupina s poučeným demonstrátorem ale vykazovala tendenci být úspěšnější. Velikosti experimentálních skupin u ptáčat byly menší než u dospělých, tudíž se na výsledcích mohla podílet náhoda. Bude nutné otestovat větší počet ptáčat, aby byly výsledky srovnatelné s dospělými ptáky.

Vlivem sociálního učení na averzivní učení ptáčat sýkory koňadry se zabývali už Landová et al. (2017). Zjistili, že pokud ptáčata mají možnost sledovat poučeného demonstrátora, naučí se averzi rychleji. To nekoresponduje s našimi výsledky. Design experimentu Landové et al. (2017) je odlišný od našeho, je tedy obtížné porovnávat výsledky. Od této práce se odlišoval v několika důležitých aspektech. Demonstrátorem byla u Landové et al. (2017) dospělá samice, v naší práci jím byl jiný (stejně starý) juvenilní jedinec. Kořist byla v naší práci uměle vytvořená a jedlá varianta se od nejedlé lišila pouze barvou. U Landové et al. (2017) byla kořist živá a tvořili ji dva rozdílné druhy hmyzu (imága *Pyrrhocoris apterus* a larvy *Tenebrio molitor*). V každém kole měli naši ptáci na výběr mezi oběma variantami kořisti, u Landové et al. (2017) se střídala kola s jedlou a nejedlou kořistí. Naše úloha je pro ptáčata nejspíš obtížnější, zejména pro to, že pro ně může být obtížné udržet pozornost. To je vidět i z toho, že dospělí byli v diskriminačním učení celkově úspěšnější. K podobným výsledkům došly i Skoumalová (2018) a Kišelová (2014). Sociální učení mělo u Landové et al. (2017) vliv na rychlost averzivního učení, ale na rozdíl od našich výsledků, neovlivnilo úspěšnost v paměťovém testu. V naší práci je ale vidět trend, že skupina s poučeným demonstrátorem má tendenci být v paměťovém testu úspěšnější, této skupině se i průkazně zvýšila úspěšnost v paměťovém testu ve srovnání s koncem diskriminačního učení. Je možné, že při konsolidaci interaguje sociální zkušenost s individuální zkušeností. Dospělí byli úspěšní už na konci učení, nemuselo se to tak u nich projevit. U Landové et al. (2017) se

to nemuselo projevit, protože ptáci, kteří se učili individuálně, dosáhli později kritéria naučení se (třikrát za sebou nemanipulovat s nejdlehou kořistí). Měli tudíž větší zkušenost s nejdlehou kořistí než ptáci, kteří se je díky sledování demonstrátora naučili odmítat nejdlehou potravu dříve. To pak mohlo efekt zkušeností obou typů vyrovnat.

Podle našich výsledků se zdá, že vliv sociálního učení na averzivní učení je větší u dospělých ptáků než u ptáčat. Toto zjištění je překvapivé. Pokud vycházíme z výsledků s experimenty prováděnými na kuru domácím, měl by vliv být výraznější u ptáčat. U kuřat starých jeden den má sociální učení na vytváření averze vliv (Johnston et al. 1998). U devítidenních slepic, už ale k sociálnímu přenosu averze nedochází (Sherwin et al. 2002).

6.5. Vliv jiných faktorů na diskriminační učení a paměťový test

Na úspěšnost averzivního učení mohly mít i pohlaví, věk nebo iniciální preference pro jednu z barevných variant kořisti, proto jsme testovali i tyto faktory.

6.5.1. Preference

Iniciální preference byla testována první experimentální den. Preference dospělých ptáků se lišila od preference mládřat. Dospělí mírně preferovali zelenou kořist, mládřata nepreferovala žádnou. Tento výsledek se neshoduje s výsledky stejného testu Skoumalové (2018) a Kišelové (2014), kde dospělí ptáci nepreferovali žádnou barvu a ptáčata mírně preferovala červenou. Náš výsledek ale koresponduje s výsledky Ham et al. (2006), kteří testovali iniciální preference odchycených sýkor, a ty preferovaly kořist šedé barvy oproti červené, oranžové a žluté. Tyto výsledky lze vysvětlit tak, že dospělí ptáci už mají zkušenost s aposematickou kořistí, která je často červená či žlutá. Proto si, když mají možnost, spíše vyberou jinou barvu. Ptáčata žádnou zkušenost nemají, nevykazují tudíž iniciální preferenci pro žádnou z barevných variant. Důvod odlišnosti naší práce a pracemi Skoumalové (2018) a Kišelové (2014) může být následující. V obou případech byly preference sice statisticky významné, ale velmi slabé. U dospělých ptáků tedy můžou záviset s předchozí individuální zkušeností s různou kořistí. Počet námi testovaných ptáčat je poměrně malý, preference mohla být ovlivněna náhodou. Přesto by individuální preference pro tu barevnou variantu kořisti, která v učení představovala pozitivní kořist, mohla mít na pozdější diskriminační učení vliv. U dospělých ptáků ani u ptáčat preference barvy budoucí pozitivní kořisti vliv na celkovou úspěšnost diskriminačního učení neměla.

6.5.2. Barva pozitivní a negativní kořisti

Barva pozitivní a negativní kořisti měla na diskriminační učení vliv u dospělých, a to na úspěšnost prvních 20 kol učení, na počet konzumovaných negativních kořistí a na úspěšnost paměťového testu. Pokud byla nejedlá kořist zelená, konzumovali testovaní ptáci více negativní kořisti, než když byla nejedlou kořistí červená varianta. Pokud byla jedlá kořist zelená, byl testovaný pták úspěšnější během prvních 20 kol a v paměťovém testu. Tyto výsledky se liší od výsledků Ham et al. (2006), kde barva neměla vliv na diskriminační učení ani na paměť testovaných sýkor. Od našeho experimentu se ale liší barvami kořistí. Zatímco my jsme porovnávali zelenou a červenou, jejich kořist měla barvu šedou nebo červenou, žlutou či oranžovou. Je tedy možné, že ptáci mají větší zkušenost se zelenou jedlou kořistí než se šedou, a proto se lépe učili a pamatovali si ji jako jedlou.

6.5.3. Věk a pohlaví u dospělých ptáků

Dalšími faktory, které mohly ovlivnit diskriminační učení, byly věk a pohlaví. Testovali jsme je pouze u dospělých ptáků, u nichž lze věk a pohlaví poznat podle zbarvení. Věk, tedy to, zda byli ptáci jednoletí či víceletí, nehrál při diskriminačním učení ani při testu paměti vliv. Pohlaví mělo vliv na úspěšnost v paměťovém testu. Samice si averzi lépe pamatovaly. Brodin a Urhan (2015) se zabývali vlivem věku sýkor koňader na využití prostorové informace získané od sýkor babek (*Poecile palustris*). Výsledkem jejich práce je to, že samice koňader lépe odpozorovaly, kam si sýkory babky schovaly slunečnicová semena. Autoři výsledek vysvětlují tak, že samice bývají submisivnější. Dominantní samci mají přednostní přístup k potravě a samice jsou tak nuceny využívat jiné přístupy k potravě. V případě jejich práce je tím přístupem pamatovat si, kde je potrava. V případě naší práce je jím zapamatování si averze vůči nejedlé kořisti. Stráví tak méně času případným opakováním averzivního učení.

6.6. Další faktory ovlivňující sociální učení

Jak individuální diskriminační učení, tak sociální učení (i v jiném kontextu) mohou ovlivňovat další faktory. Jedním z nich je personalita testovaných ptáků. U sýkor jsou popsány dvě personality. *Fast* jedinci jsou odvážnější, nejsou tak inovativní averzi vůči aposematické kořisti se individuálně učí pomaleji, ale učí se lépe pozorováním jiných jedinců. Naopak *slow* jedinci jsou méně odvážní, jsou inovativní, averzi vůči aposematické kořisti se učí rychleji, ale pozorováním jiných jedinců se učí hůř než *fast* jedinci (Exnerová et al. 2010, Marchetti a Drent 2000, Verbeek et al. 1994, Carere et al. 2005, Drent et al. 2002). Právě díky

odlišnosti v averzivním a sociálním učení, by bylo zajímavé porovnat vliv personality na sociální učení averze.

Dalším faktorem, který by mohl ovlivnit sociální učení averzí, je vliv heterospecifického demonstrátora. Tento faktor byl už zkoumán u vlhvců (*Agelaius phoeniceus* a *Quiscalus quiscula*), kde byl vliv jedince jiného druhu na averzivní učení potvrzen (Mason et al. 1984). Sýkory koňadry jsou schopny získávat prostorové informace od sýkor babek (Brodin a Urhan 2014), mají tedy předpoklad k tomu, aby dokázali od jiných druhů získávat sociální informace i o požitelnosti potravy.

Sociální učení může ovlivnit i dominance demonstrátorů a pozorovatelů. Ta byla studována u sýkor modřinek (Aplin et al. 2013). Sociální učení využívali více submisivní jedinci než ti dominantnější.

7. Závěr

Tématem této diplomové práce byla role sociálního učení při vytváření averze vůči aposematické kořisti u ptačích predátorů. Testovanými ptáky byly odchycené dospělé a ručně odchované juvenilní sýkory koňadry (*Parus major*). Umělou kořist tvořily červené a zelené papírové siluety ploštic s vespod nalepenou larvou potemníka moučného (*Tenebrio molitor*). Jedlá varianta byla namočená do vody, nejedlá do roztoku chininu. Cílem práce bylo porovnat vliv dvou typů demonstrátorů lišících se v typu předávané informace. Naivní demonstrátor předváděl averzivní reakce při konzumaci nejedlé varianty kořisti. Poučený demonstrátor nepředváděl averzivní reakce, ale byl naučen odmítat manipulaci s nejedlou variantou kořisti. Dalším cílem bylo zjistit vliv sociálního učení na jednotlivé fáze učení a na zapamatování si averze do dalšího dne a porovnat vliv sociálního učení u dospělých ptáků a ptáčat.

Hlavní závěry vyplývající z této práce jsou následující:

1. U dospělých ptáků sociální informace nevedla k úplnému odmítnutí nejedlé kořisti, ale ovlivnila rychlost averzivního učení. Průkazný vliv měla zkušenost s pozorováním poučeného demonstrátora. Ptáci, kteří tuto zkušenost měli, byli úspěšnější v počátečních fázích učení a rychleji dosáhli diskriminačního kritéria. Na úspěšnost diskriminace v paměťovém testu sociální informace vliv neměla. V rámci skupiny s naivním demonstrátorem byla korelace mezi mírou averzivní reakce demonstrátora a úspěšností diskriminace u testovaných ptáků.
2. Vliv sociálního učení na averzivní učení ptáčat byl menší než u dospělých. Byl zde ale prokázán vliv na průběh učení, kdy se ptáci ze skupin s demonstrátorem průběžně v diskriminaci zlepšovali, ale ptáci z kontrolní skupiny ne. Ptáci ze skupiny s poučeným demonstrátorem se zlepšili i v paměťovém testu.
3. Dospělí a ptáčata se lišili v rychlosti diskriminačního učení, dospělí ptáci byli celkově úspěšnější. Výsledky ukazují, že efektivita sociálního učení averze vůči aposematické kořisti může být jiná u ptáčat a u dospělých jedinců, je ale potřeba otestovat větší počet ptáčat

Téma role sociálního učení při vytváření averzí rozhodně není vyčerpáno. Jeho efektivitu mohou ovlivňovat další faktory, jako je například personalita, dominance nebo vliv heterospecifického demonstrátora.

8. Seznam použité literatury

- Adamová-Ježová, D., Hospodková, E., Fuchsová, L., Štys, P., & Exnerová, A. (2016). Through experience to boldness? Deactivation of neophobia towards novel and aposematic prey in three European species of tits (Paridae). *Behavioural processes*, 131, 24-31.
- Allen, T., & Clarke, J. A. (2005). Social learning of food preferences by white-tailed ptarmigan chicks. *Animal Behaviour*, 70(2), 305-310.
- Aplin, L. M., Farine, D. R., Morand-Ferron, J., & Sheldon, B. C. (2012). Social networks predict patch discovery in a wild population of songbirds. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, rspb20121591.
- Aplin, L. M., Sheldon, B. C., & Morand-Ferron, J. (2013). Milk bottles revisited: social learning and individual variation in the blue tit, *Cyanistes caeruleus*. *Animal Behaviour*, 85(6), 1225-1232.
- Aronsson, M., & Gamberale-Stille, G. (2008). Domestic chicks primarily attend to colour, not pattern, when learning an aposematic coloration. *Animal Behaviour*, 75(2), 417-423.
- Aronsson, M., & Gamberale-Stille, G. (2012). Evidence of signaling benefits to contrasting internal color boundaries in warning coloration. *Behavioral Ecology*, 24(2), 349-354.
- Auersperg, A. M. I., von Bayern, A. M., Weber, S., Szabadvari, A., Bugnyar, T., & Kacelnik, A. (2014). Social transmission of tool use and tool manufacture in Goffin cockatoos (*Cacatua goffini*). *Proc. R. Soc. B*, 281(1793), 20140972.
- Battesti, M., Moreno, C., Joly, D., & Mery, F. (2012). Spread of social information and dynamics of social transmission within *Drosophila* groups. *Current biology*, 22(4), 309-313.
- Berner, T. O., & Grubb Jr, T. C. (1985). An experimental analysis of mixed-species flocking in birds of deciduous woodland. *Ecology*, 66(4), 1229-1236.
- Bouchard, J., Goodyer, W., & Lefebvre, L. (2007). Social learning and innovation are positively correlated in pigeons (*Columba livia*). *Animal cognition*, 10(2), 259-266.
- Brodin, A., & Urhan, A. U. (2014). Interspecific observational memory in a non-caching *Parus* species, the great tit *Parus major*. *Behavioral ecology and sociobiology*, 68(4), 649-656.
- Brodin, A., & Urhan, A. U. (2015). Sex differences in learning ability in a common songbird, the great tit-females are better observational learners than males. *Behavioral ecology and sociobiology*, 69(2), 237-241.
- Carere, C., Drent, P. J., Privitera, L., Koolhaas, J. M., & Groothuis, T. G. (2005). Personalities in great tits, *Parus major*: stability and consistency. *Animal Behaviour*, 70(4), 795-805.
- Cramp, S., & Perrins, C. M. (1993). Red-backed Shrike *Lanius collurio*. Handbook of the birds of Europe the Middle East and North Africa, vol. VII.
- Curio, E., Ernst, U., & Vieth, W. (1978). Cultural transmission of enemy recognition: one function of mobbing. *Science*, 202(4370), 899-901.
- Del Hoyo, J., Elliot, A., & Sargatal, J. (2007). Handbook of the Birds of the World. Barcelona: Lynx Editions." *Jutglar, Francesc*.
- Drent, P. J., van Oers, K., & van Noordwijk, A. J. (2003). Realized heritability of personalities in the great tit (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270(1510), 45-51.

- Emery, N. J. (2006). Cognitive ornithology: the evolution of avian intelligence. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 361(1465), 23-43.
- Exnerová, A., Svádová, K., Štys, P., Barcalová, S., Landová, E. V. A., Prokopová, M., ... & Socha, R. (2006a). Importance of colour in the reaction of passerine predators to aposematic prey: experiments with mutants of *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera). *Biological Journal of the Linnean Society*, 88(1), 143-153.
- Exnerová, A., Štys, P., Fučíková, E., Veselá, S., Svádová, K., Prokopová, M., ... & Landová, E. (2006b). Avoidance of aposematic prey in European tits (Paridae): learned or innate?. *Behavioral Ecology*, 18(1), 148-156.
- Exnerová, A., Svádová, K. H., Fučíková, E., Drent, P., & Štys, P. (2010). Personality matters: individual variation in reactions of naive bird predators to aposematic prey. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 277(1682), 723-728.
- Fisher, J. B. & Hinde, R. A. (1949). The opening of milk bottles by birds. *British Birds*, 42, 347-357.
- Fryday, S. L., & Greig-Smith, P. W. (1994). The effects of social learning on the food choice of the house sparrow (*Passer domesticus*). *Behaviour*, 128(3), 281-300.
- Galef Jr, B. G., Wigmore, S. W., & Kennett, D. J. (1983). A failure to find socially mediated taste aversion learning in Norway rats (*R. norvegicus*). *Journal of Comparative Psychology*, 97(4), 358-363.
- Galef, B. G., & Laland, K. N. (2005). Social learning in animals: empirical studies and theoretical models. *AIBS Bulletin*, 55(6), 489-499.
- Gamberale-Stille, G., & Guilford, T. (2003). Contrast versus colour in aposematic signals. *Animal Behaviour*, 65(5), 1021-1026.
- Ham, A. D., Ihalainen, E., Lindström, L., & Mappes, J. (2006). Does colour matter? The importance of colour in avoidance learning, memorability and generalisation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60(4), 482-491.
- Hämäläinen, L., Rowland, H. M., Mappes, J., & Thorogood, R. (2017). Can video playback provide social information for foraging blue tits?. *PeerJ*, 5, e3062.
- Hoppitt, W. J., Brown, G. R., Kendal, R., Rendell, L., Thornton, A., Webster, M. M., & Laland, K. N. (2008). Lessons from animal teaching. *Trends in ecology & evolution*, 23(9), 486-493.
- Hunt, G. R., & Gray, R. D. (2004). The crafting of hook tools by wild New Caledonian crows. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 271(Suppl 3), S88-S90.
- Johnston, A. N., Burne, T. H., & Rose, S. P. (1998). Observation learning in day-old chicks using a one-trial passive avoidance learning paradigm. *Animal Behaviour*, 56(6), 1347-1353.
- Kišelová, M. (2014). Vliv barvy, tvaru a kontrastnosti kresby kořisti na diskriminační učení ptačích predátorů.
- Landová, E., Svádová, K. H., Fuchs, R., Štys, P., & Exnerová, A. (2017). The effect of social learning on avoidance of aposematic prey in juvenile great tits (*Parus major*). *Animal cognition*, 20(5), 855-866.
- Lefebvre, L. (1995). The opening of milk bottles by birds: evidence for accelerating learning rates, but against the wave-of-advance model of cultural transmission. *Behavioural Processes*, 34(1), 43-53.

- Lefebvre, L., & Bouchard, J. (2003). Social learning about food in birds. *The biology of traditions: Models and evidence*, 94-126.
- Lindström, L., Alatalo, R. V., & Mappes, J. (1999). Reactions of hand-reared and wild-caught predators toward warningly colored, gregarious, and conspicuous prey. *Behavioral Ecology*, 10(3), 317-322.
- Mappes, J., Marples, N., & Endler, J. A. (2005). The complex business of survival by aposematism. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(11), 598-603.
- Marchetti, C., & Drent, P. J. (2000). Individual differences in the use of social information in foraging by captive great tits. *Animal Behaviour*, 60(1), 131-140.
- Marples, N. M., Quinlan, M., Thomas, R. J., & Kelly, D. J. (2007). Deactivation of dietary wariness through experience of novel food. *Behavioral Ecology*, 18(5), 803-810.
- Mason, J. R., & Reidinger, R. F. (1982). Observational learning of food aversions in red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). *The Auk*, 548-554.
- Mason, J. R., Arzt, A. H., & Reidinger, R. F. (1984). Comparative assessment of food preferences and aversions acquired by blackbirds via observational learning. *The Auk*, 796-803.
- Pearce, J. M. (2008). *Animal learning and cognition*. Psychology Press.
- Phillmore, L. S., Sturdy, C. B., Turyk, M. R. M., & Weisman, R. G. (2002). Discrimination of individual vocalizations by black-capped chickadees (*Parus atricapilla*). *Animal learning & behavior*, 30(1), 43-52.
- Range, F., Bugnyar, T., & Kotrschal, K. (2008). The performance of ravens on simple discrimination tasks: a preliminary study. *Acta ethologica*, 11(1), 34-41.
- Roper, T. J. (1990). Responses of domestic chicks to artificially coloured insect prey: effects of previous experience and background colour. *Animal Behaviour*, 39(3), 466-473.
- Roush, R. S., & Snowdon, C. T. (2001). Food transfer and development of feeding behavior and food-associated vocalizations in cotton-top tamarins. *Ethology*, 107(5), 415-429.
- Rowe, C. (2002). Sound improves visual discrimination learning in avian predators. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 269(1498), 1353-1357.
- Ruxton, G. D., Sherratt, T. N., Speed, M. P., Speed, M. P., & Speed, M. (2004). *Avoiding attack: the evolutionary ecology of crypsis, warning signals and mimicry*. Oxford University Press.
- Saitou, T. (1978). Ecological study of social organization in the great tit, *Parus major* L.: I. Basic structure of the winter flocks. *Japanese Journal of Ecology*, 28(3), 199-214.
- Sasvári, L. (1979). Observational learning in great, blue and marsh tits. *Animal Behaviour*.
- Sasvári, L. (1985). Different observational learning capacity in juvenile and adult individuals of congeneric bird species. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 69(4), 293-304.
- Siddall, E. C., & Marples, N. M. (2008). Better to be bimodal: the interaction of color and odor on learning and memory. *Behavioral Ecology*, 19(2), 425-432.
- Sillén-Tullberg, B. (1985). Higher survival of an aposematic than of a cryptic form of a distasteful bug. *Oecologia*, 67(3), 411-415.

- Sherwin, C. M., Heyes, C. M., & Nicol, C. J. (2002). Social learning influences the preferences of domestic hens for novel food. *Animal Behaviour*, 63(5), 933-942.
- Shettleworth, S. J. (2010). *Cognition, evolution, and behavior*. Oxford University Press.
- Skelhorn, J. (2011). Colour biases are a question of conspecifics' taste. *Animal behaviour*, 81(4), 825-829.
- Skoumalová, Ž. (2018). Faktory ovlivňující paměť ptačích predátorů pro aposematické signály.
- Svensson, L. (1992). Identification guide to European passerines.
- Svensson, L., Mullarney, K., Zetterström, D., Grant, P. J., & Doležal, R. (2016). *Ptáci Evropy, Severní Afriky a Blízkého východu*. Ševčík.
- Thornton, A., & McAuliffe, K. (2006). Teaching in wild meerkats. *Science*, 313(5784), 227-229.
- Thorogood, R., Kokko, H., & Mappes, J. (2018). Social transmission of avoidance among predators facilitates the spread of novel prey. *Nature ecology & evolution*, 2(2), 254.
- Van de Waal, E., Borgeaud, C., & Whiten, A. (2013). Potent social learning and conformity shape a wild primate's foraging decisions. *Science*, 340(6131), 483-485.
- Verbeek, M. E., Drent, P. J., & Wiepkema, P. R. (1994). Consistent individual differences in early exploratory behaviour of male great tits. *Animal Behaviour*, 48(5), 1113-1121.
- White, D. J. (2000). Social influences on mate choice in Japanese quail, *Coturnix japonica* (Doctoral dissertation, McMaster University).
- Williams, D. I. (1972). Discrimination learning in the pigeon with two relevant cues, one hard and one easy. *British Journal of Psychology*, 63(3), 407-409.
- Wilkin, T. A., King, L. E., & Sheldon, B. C. (2009). Habitat quality, nestling diet, and provisioning behaviour in great tits *Parus major*. *Journal of Avian Biology*, 40(2), 135-145.
- Worden, B. D., & Papaj, D. R. (2005). Flower choice copying in bumblebees. *Biology Letters*, 1(4), 504-507.